WARMING-JOHANNSEN

LEHRBUCH DER ALLGEMEINEN BOTANIK

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

botany

WARMING-JOHANNSEN

LEHRBUCH
DER ALLGEMEINEN BOTANIK

NACH DER VIERTEN DÄNISCHEN AUSGABE ÜBERSETZT
UND HERAUSGEGEBEN

VON

DR. E. P. MEINECKE

MIT 610 TEXTABBILDUNGEN

120629
2 | 2 | 12

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
SW 11 GROSSBEEREN STRASSE 9
1909

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Übersetzung
in fremde Sprachen, vorbehalten

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) Neu-Ruppin

Inhaltsverzeichnis

1. Abschnitt. Allgemeines über die innere und äussere Gestaltung der Pflanze.

Seite

Kap. 1. Die einfachsten membranlosen Organismen 1
„ 2. Einzellige Pflanzen 7
„ 3. Vielzellige Pflanzen. Innere Arbeitsteilung 10
„ 4. Äussere Arbeitsteilung. Morphologie 14
„ 5. Übergang vom Thallus zum beblätterten Spross 17

2. Abschnitt. Äussere Morphologie der höheren Pflanzen; die Ernährungsorgane.

Kap. 6. Keim, Keimpflanze, Wurzel 20
„ 7. Der Spross 28
„ 8. Gestalt und Entwickelung des Blattes; der belaubte Spross 39
„ 9. Knospen, Verzweigung der Sprossachse 56
„ 10. Die gewöhnlichen Formen des vegetativen Sprosses und seine Lebensdauer 69
„ 11. Weitere Formen des vegetativen Sprosses und seine Anpassung an die Umgebung 90
„ 12. Arbeitsteilung zwischen den Sprossachsen 97
„ 13. Die Festheftung der Pflanze 98
„ 14. Festigung des Pflanzenkörpers. Lianen 100
„ 15. Die äusseren Verteidigungsmittel einer Pflanze 109
„ 16. Morphologie, Metamorphose 112

3. Abschnitt. Die Pflanzenzelle und ihre Bestandteile.

Kap. 17. Die Zelle und ihre Organe 119
„ 18. Zellbildung 131
„ 19. Die wichtigsten chemischen Bestandteile der Pflanzenzelle 143
„ 20. Die Zellwand und ihre Entwicklung 160
„ 21. Quellung, Turgor und Plasmolyse 171

4. Abschnitt. Gewebelehre.

Kap. 22. Zellformen; Gewebearten; Gefässe 181
„ 23. Bildungsgewebe 189
„ 24. Intercellularräume 201
„ 25. Hautgewebe 206
„ 26. Das mechanische System 225
„ 27. Leitungsgewebe 237

5. Abschnitt. Anatomie der Wurzel, der Sprossachse und des Blattes.

Seite

Kap. 28. Wurzelanatomie 250
„ 29. Die Gefässbündel der Sprossachse 255
„ 30. Anatomie der Sprossachse 260
„ 31. Anatomie des Blattes 265
„ 32. Das sekundäre Dickenwachstum 269

6. Abschnitt. Physiologie des Stoffwechsels.

Kap. 33. Atmung und Stoffabbau 282
„ 34. Die Kohlensäureassimilation und ihre Gewebe 298
„ 35. Aufnahme und Assimilation der übrigen anorganischen Nährstoffe . 314
„ 36. Aufnahme von Wasser aus der Atmosphäre 331
„ 37. Aufnahme von organischer Nahrung 333
„ 38. Gärung und Fäulnis; Vorkommen und Rolle der Mikroorganismen in der Natur 354
„ 39. Die Transpiration und ihre Regulierung 364
„ 40. Stoffwanderung; Bluten, Saftsteigen und Polarität 371
„ 41. Allgemeine Übersicht: Der Stoffwechsel, seine Bedeutung und Resultate 385

7. Abschnitt. Wachstum und Bewegung.

Kap. 42. Wachstum und Gewebespannung 406
„ 43. Bewegungen der Pflanzen 421

8. Abschnitt. Fortpflanzung.

Kap. 44. Ungeschlechtliche Fortpflanzungen 468
„ 45. Fortpflanzung der Kryptogamen durch Geschlechtszellen 478
„ 46. Fortpflanzung durch Geschlechtszellen bei den Phanerogamen . . . 491
„ 47. Entwicklung des Embryos 508
„ 48. Rückblick; Generationswechsel 512
„ 49. Allgemeines über die geschlechtliche Fortpflanzung 517

9. Abschnitt. Blüte, Blütenstand, Bestäubung.

Kap. 50. Morphologie der Blüte 524
„ 51. Blütenstände (Infloreszenzen) 538
„ 52. Die Bestäubung 544

10. Abschnitt. Samen, Frucht, Aussaat.

Kap. 53. Samen 560
„ 54. Die Frucht 566
„ 55. Die Aussaat 573

11. Abschnitt. Lebenslauf der Pflanze und Abhängigkeit von äusseren Faktoren.

Kap. 56. Periodicität im Leben der Pflanze 580
„ 57. Lebensbedürfnisse und Lebensbedingungen 620

12. Abschnitt. Abstammungslehre.

Kap. 58. Natürliche Verwandtschaft; Variabilität, Erblichkeit und Phylogenese 629

Vorwort.

Im Jahre 1880 publizierte ich das vorliegende Buch unter dem (dänischen) Titel: Allgemeine Botanik, ein Lehrbuch für Studierende und Lehrer, und im Jahre 1886 erschien die zweite, teilweise umgearbeitete Ausgabe. In diesen beiden Ausgaben nahm die Physiologie einen verhältnismässig kleinen Teil des Ganzen ein. Als es an die Vorbereitung zur dritten Ausgabe ging, lag bereits W. Johannsens dänisches Lehrbuch der Pflanzenphysiologie (Erste Auflage 1892) vor, und da schon die Rücksicht auf meine mannigfachen Berufspflichten und wissenschaftlichen Arbeiten es mir verbot, der Physiologie die notwendige eingehendere Behandlung zu teil werden zu lassen, übernahm W. Johannsen auf meinen Vorschlag die Bearbeitung der physiologischen Abschnitte sowie der Zellenlehre. Die dritte Ausgabe erschien also mit zwei Verfassern, wenn auch der eingebürgerte Titel „Warmings allgemeine Botanik" beibehalten wurde. Unter dem gleichen Titel trat 1900—1901 die vierte Ausgabe auf, die wieder in sehr vielen Punkten in neuer Bearbeitung erscheint. In der hier vorliegenden Übersetzung ist diese letzte dänische Ausgabe fast unverändert wiedergegeben. Einzelne seiner Abschnitte (Kap. 41 u. Kap. 58) hat Prof. Johannsen selbst übersetzt und teilweise neu bearbeitet. Verschiedene Änderungen und Verbesserungen stammen von Dr. Meinecke, welcher auf eigenen Wunsch die Übersetzung übernahm. Durch Verhältnisse, für die Verfasser und Verleger unverantwortlich sind, wurde die Übersetzung und Herausgabe leider sehr verzögert; besonders in den ersten Abteilungen wird dies zu verspüren sein.

Über die Arbeitsteilung zwischen den beiden Verfassern mag folgendes bemerkt werden: Ich habe die Übersicht über die Gestaltung der Pflanze (mit Ausnahme des § 11), die Morphologie und Anatomie sowie die Fortpflanzungslehre und den blütenbiologischen Abschnitt usw. ausgearbeitet, also den 1., 2., 4., 5., 8., 9. und 10. Abschnitt; dazu kommen in den physiologischen Abschnitten die Paragraphen 230—245 (Bau der Saugorgane, Saprophyten und Parasiten usw.) und 259 (Regulierung der Transpiration),

ferner 363 (Morphologie der Keimung) und 367 (Jugendformen). Von Johannsen stammen: die Zellenlehre, ferner die Abschnitte über Stoffwechsel, Wachstum und Bewegung, sowie die Lebensgeschichte usw. der Pflanze und die Abstammungslehre, also der 3., 6., 7., 11. und 12. Abschnitt (mit Ausnahme der oben angeführten Paragraphen), ferner § 11 im ersten Abschnitt.

Wir waren bestrebt, unter anderem durch gegenseitige kritische Durchsicht unserer Manuskripte, der Darstellung, soweit irgend möglich, das Gepräge der Einheitlichkeit zu geben; Rahmen wie Inhalt des Buches sind also das Resultat steten Zusammenarbeitens. Immerhin ist jeder von uns für seinen eigenen Anteil an der Arbeit verantwortlich. Der kundige Leser wird finden, dass unsere Arbeit nicht bloss auf Litteraturstudium, sondern in verschiedenen Punkten auch auf unseren persönlichen Forschungen aus den vergangenen Jahren beruht. Ich möchte zum Schlusse noch besonders betonen, dass unser Werk als Lehrbuch, nicht als Handbuch aufzufassen ist. Demgemäss wird auch unsere Vorsicht zweifelhaften Novitäten gegenüber motiviert sein.

Eug. Warming.

Übersicht des Inhalts.

1. Abschnitt. Allgemeines über die innere und äußere Gestaltung der Pflanze.
2. Abschnitt. Äußere Morphologie der höheren Pflanzen; die Ernährungsorgane.
3. Abschnitt. Die Pflanzenzelle und ihre Bestandteile.
4. Abschnitt. Gewebelehre.
5. Abschnitt. Anatomie der Wurzel, der Sprossachse und des Blattes.
6. Abschnitt. Physiologie des Stoffwechsels.
7. Abschnitt. Wachstum und Bewegung.
8. Abschnitt. Fortpflanzung.
9. Abschnitt. Blüte; Blütenstand; Bestäubung.
10. Abschnitt. Same; Frucht; Aussäung.
11. Abschnitt. Lebenslauf der Pflanze und Abhängigkeit von der Lebenslage.
12. Abschnitt. Abstammungslehre.

Erster Abschnitt.

Allgemeines über die innere und äussere Gestaltung der Pflanze.

Kap. 1. Die einfachsten membranlosen Organismen.

1. Zwischen dem Pflanzen- und dem Tierreiche lässt sich keine scharfe Grenze ziehen; steigen wir in beiden Reichen von den höchst entwickelten zu den niedersten Formen herab, so finden wir am Ende dieser Stufenleiter ausserordentlich einfache Organismen, welche man mit Bestimmtheit weder als Pflanzen noch als Tiere ansprechen kann. Diese niedersten Lebewesen nennt man *Protisten* (Urwesen), womit man hat ausdrücken wollen, dass dieselben wahrscheinlich den allerersten auf der Erde entstandenen Organismen nahestehen (*πρῶτος*, der erste). Man findet sie überall verbreitet im Erdboden und im Wasser, und zwar im süssen wie im Salzwasser, doch werden sie fast alle erst unter dem Mikroskope sichtbar. Diese Organismen sind in mancher Hinsicht von grosser Bedeutung für unsere Auffassung vom Baue höher stehender Lebewesen und unser Verständnis für den eigentlichen Träger alles Lebens und aller Tätigkeit in der zusammengesetzten Pflanze, für die einzelne Zelle derselben; wir beginnen daher mit diesen einfachsten Formen unsere Betrachtung der verschiedenen Organisationstypen.

2. Als erstes Beispiel greifen wir die im tropischen Atlantischen Meere lebende, mikroskopisch kleine *Protomyxa aurantiaca* (*μύξα*, Schleim) heraus. Vier Entwickelungsstufen können wir in ihrem Leben unterscheiden: 1. Die vollständig ausgebildete vegetative Form, wie sie Fig. 1 *E* wiedergibt; es ist eine netzartig verzweigte, feinkörnige, schleimige Masse *(Protoplasma)* von orangegelber Farbe, in welcher ausser zahlreichen kleinen Körnchen eine Menge kugelrunder, mit Wasser erfüllter Safträume (Vakuolen) sichtbar sind. Die ganze Masse ist in unaufhörlicher Bewegung begriffen; Arme *(Pseudopodien)* werden ausgesandt und wieder eingezogen, mit anderen verschmolzen und wieder getrennt; in langsamer Bewegung gleitet der ganze Körper über die Unterlage hin. Im Inneren treten fortwährend Strömungen auf, welche die zahllosen Körnchen in wechselnden Bahnen umherbewegen. Diese Protoplasmamasse *(Plasmodium)* umfasst mit ihren Pseudopodien andere Organismen, nimmt sie in sich auf und ernährt sich von ihnen (Fig. 1 *E*); bei eintretendem Nahrungsmangel wird die orangegelbe Farbe

blasser, die Zahl der Körnchen und der Vakuolen im Innern nimmt ab, bis sie zuletzt ganz verschwinden; die Bewegung wird schwächer und die Strömungen kommen zur Ruhe. — 2. Das Plasmodium zieht sich zuletzt in Kugelform zusammen und „encystiert" (κύστις = Blase) sich, d. h. es umgibt sich mit einer dicken, festen Wand (*A*). Hiermit ist der Organismus in ein Ruhestadium getreten, das mit einem Vermehrungsvorgang sein Ende findet; denn später teilt sich der Inhalt in eine grosse Menge kleiner Kugeln (*B*), die Wand wird gesprengt (*C*), und die kleinen Kugeln treten

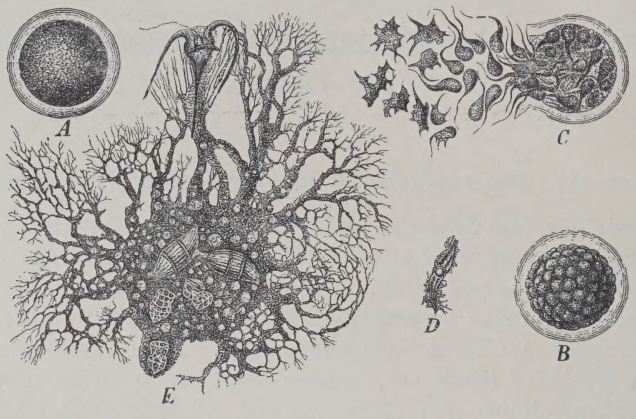


Fig. 1. *Protomyxa aurantiaca*, stark vergrössert. (E. Häckel.)

in das Wasser als Schwärmsporen (Zoosporen) aus. — 3. Diese Schwärmsporen sind gestreckt birnförmig; das vordere spitze Ende läuft in eine lange Geissel (Cilie) aus. Sie besitzen wie der Mutterorganismus Eigenbewegung (der nackte Protoplasmakörper ist wie bei jenem weich) und eilen unter lebhaftem Schwingen der Geissel frei im Wasser umher. — 4. Nach Verlauf von etwa 24 Stunden hört die Bewegung auf, die Geissel wird eingezogen, viele kurze Pseudopodien werden ausgesandt, und langsam kriechend gleitet der Organismus wieder über seine Unterlage dahin. Auf dieser Entwickelungsstufe gleicht die kleine Protomyxa den sogenannten *Amoeben* (ἀμείβω ich wechsle, Fig. 1 *C* links). Durch Nahrungsaufnahme (bei *D* sind eben zwei Individuen im Begriff, eine Diatomee in sich aufzunehmen) und durch Verschmelzen mehrerer Individuen zu grösseren Massen kommen zuletzt wieder die grossen, reich verzweigten Plasmodien zu stande, von denen wir ausgingen.

3. Ein zweites Beispiel für einfach gebaute Protisten bietet uns *Protomonas amyli* (Fig. 2), ein Organismus, welcher sich unter anderem von Stärke (Amylum) nährt. Die Vermehrung geschieht durch Schwärmsporen, welche zwei Geisseln am gleichen oder an den entgegengesetzten Enden besitzen (Fig. 2 *A*). Sie nehmen Stärkekörner in sich auf und verdauen dieselben (die runden Körper in Fig. 2 *A*). In Fig. 2 *B* und *C* sehen wir zwei grosse Stärkekörner im Inneren von Schwärmsporen, deren Protoplasma dadurch in eine äusserst dünne Lage ausgezogen erscheint (das Plasma ist bei *C* an drei

Stellen zu sehen). Später werden die Stärkekörner verdaut und aufgezehrt. Die Schwärmsporen gehen in die Amoebenform mit langen, dünnen Pseudopodien über. Fig. 2 *D* stellt ein und dieselbe Amoebe zu verschiedenen Zeiten in kurzen Zwischenräumen aufgenommen dar; ausser Stärkekörnern fällt uns eine pulsierende Vakuole (*v*) auf, d. h. eine Vakuole, welche in regelmässigen Intervallen sich schnell zusammenzieht, ihren Inhalt entleert und verschwindet, um bald wieder langsam sich zu bilden; ferner bemerken wir einen Zellkern (*k*) und eine grosse Anzahl sehr kleiner Körnchen.

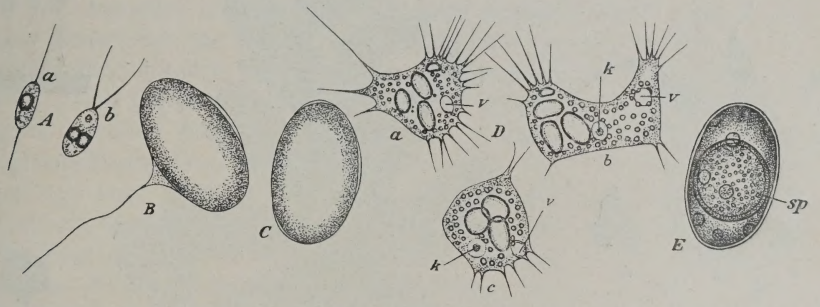


Fig. 2. *Protomonas amyli* Cienk., stark vergrössert (Zopf und Cienkowski).

Die Amoeben können grössere Stärkekörner aufnehmen; mehrere kleine können zu grösseren verschmelzen, sich abrunden und mit fester Wand umgeben, worauf ihr Inhalt sich entweder in viele neue Schwärmsporen teilt, welche die Wand durchbohren und durch feine Löcher sich ins Freie zwängen, oder aber der Inhalt sammelt sich von neuem zu einer Kugel und bildet eine dickwandige Ruhespore (*sp* in Fig. 2 *E*).

Bei Protomonas tritt uns also innerhalb des Protoplasma ein Organ entgegen, welches (bis jetzt) bei Protomyxa und einer Reihe anderer Protisten nicht beobachtet worden ist, nämlich der Zellkern, dessen Bedeutung für den Organismus ausserordentlich gross ist und dessen Vorhandensein wir mit grösster Wahrscheinlichkeit bei allen Organismen, auch wo er bisher nicht gefunden wurde, vermuten dürfen. Selbst in den winzigen Leibern der Bakterien sind Körper nachgewiesen worden, welche wohl als Kerne von freilich sehr einfachem Bau aufzufassen sind.

4. Die beiden oben besprochenen Organismen werden von den Botanikern gewöhnlich nicht zu den Pflanzen gerechnet, im Gegensatz zu den Schleimpilzen *(Myxomyceten)*, welche als drittes Beispiel für Organismen dienen mögen, deren vegetativer Körper bloss aus formwechselndem Protoplasma besteht. Sie bilden eine eigene Unterreihe für sich neben den Algen und Pilzen. Die Schleimpilze leben in und auf faulendem Holz und Laub, besonders im Walde.

Wir gehen von der Spore aus, einem runden, von einer Wand umschlossenen Protoplasmakörper (Fig. 3 *a*). Bei der Keimung (in Wasser) wird die Wand gesprengt, das Protoplasma tritt aus (Fig. 3 *b*, *c*) und bildet eine längliche, birnförmige Schwärmspore (*e*, *f*) mit einer Geissel und einem

Zellkern am vorderen und einer kontraktilen Vakuole am hinteren Ende. Die Schwärmsporen gehen bald in die Amoebenform über (*g*, *h*, *i*, *k*, *l*, *m*); die Amoeben wachsen und vermehren sich durch Teilung. Später, vor Eintritt der Sporenbildung, treten sie zusammen und verschmelzen zu einem

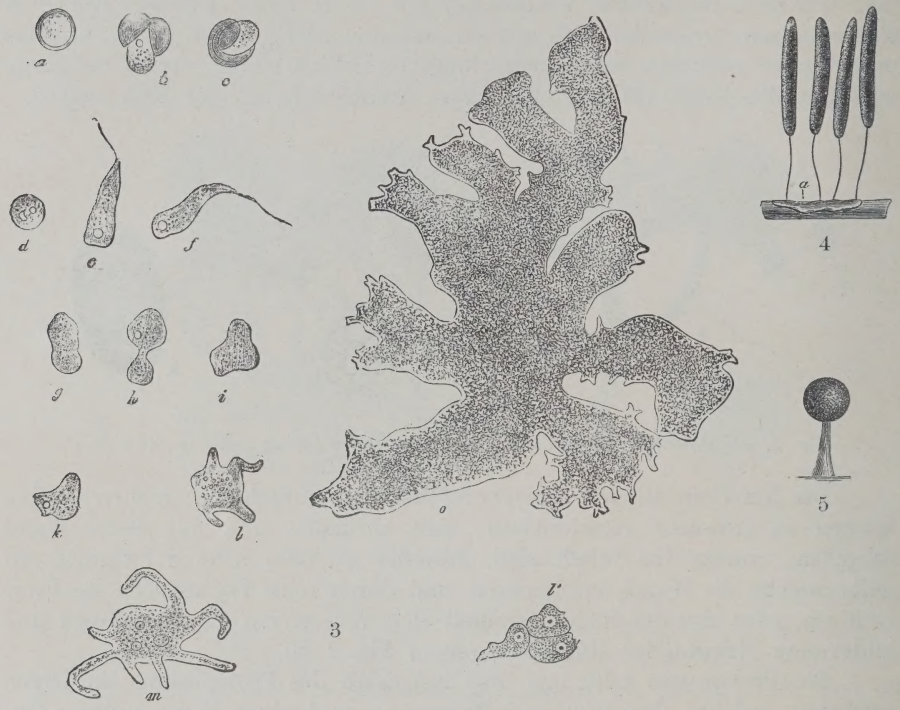


Fig. 3, *a*—*l*: Die Entwickelung der Lohblüte *(Fuligo varians)* von der Spore zur Amoebe. *m* ist eine Amoebe von *Lycogala*. *l'* drei Myxamoeben von *Physarum* im Begriffe sich zu vereinigen. *o* ein kleines Plasmodium. (Oersted.) — Fig. 4. Sporangien von *Stemonitis* (vergr.). *a* das Plasmodium. (Oersted.) — Fig. 5. Sporangium von *Didymium* (vergr.). (Oersted.)

vielkernigen Plasmodium. Bei der Lohblüte, welche auf Gerberlohe häufig vorkommt, stellen die Plasmodien flache, gelbe, schleimig-rahmartige Massen dar, welche zoll- bis fussgrosse Flächen bedecken können; bei anderen Schleimpilzen sind die Plasmodien wesentlich kleiner. Die Plasmodien kriechen im Substrat umher und ernähren sich von faulenden vegetabilischen Bestandteilen desselben, bis sie an seine Oberfläche gelangen und hier in der Regel kleine, kugel- oder birnförmige, gelegentlich auch zylindrische Körper mit fester Wand, Fruchtkörper oder *Sporangien*, bilden, welche grosse Mengen von Sporen enthalten (Fig. 4, 5)[1]).

Einige wenige Schleimpilze bewohnen lebende Pflanzen und ernähren sich als „Parasiten" von ihnen; so lebt Plasmodiophora Brassicae in den Wurzeln von Cruciferen, welche hierdurch knollig aufschwellen und endlich

[1]) Siehe Warming, System. Botanik 2. Aufl. p. 44.

zugrunde gehen. Die Amoeben leben in den Zellen der Wirtspflanze; wenn das Plasma der letzteren zum grössten Teile verschwunden ist, verschmelzen alle Amoeben zu einem Plasmodium. Sämtliche Zellkerne des Plasmodiums teilen sich; jeder einzelne Kern umgibt sich mit einer Wand und wird zur Spore. Ein besonderer Sporenbehälter wird nicht gebildet. Aus den Sporen gehen durch Keimung wieder Schwärmsporen hervor, welche ihrerseits wieder in gesunde Pflanzen eindringen und diese zu infizieren vermögen.

5. Amoeben. Wir haben bisher 3 verschiedene Arten von Amoeben kennen gelernt. Viele andere Formen finden sich im Wasser, in feuchter Erde, in faulenden Pflanzenteilen, wieder andere schmarotzen im Darmkanal bestimmter Tiere. Sie sind mikroskopisch kleine, farblose, feingekörnte, nackte Protoplasmaklümpchen, deren Form sich stetig verändert und zwar je nach den Bedingungen, unter welchen sie leben, bald schneller bald langsamer. Sie kriechen über das Substrat hin wie ein darüber fliessendes Schleimklümpchen; die Richtung der Fortbewegung wechselt beständig, neue Arme (Pseudopodien) werden ausgestreckt und die alten wieder eingezogen („amoeboïde Bewegungen" — Fig. 6). Das peripherische Plasma zeigt festere Konsistenz; diese Rinden- oder Hautschicht unterscheidet sich auch durch ihren Mangel an Körnern von dem wasserreicheren, mit Körnchen durchsetzten inneren Plasma. Bei der Vorwärtsbewegung wird zuerst das ungekörnte Randplasma ausgesandt; das kornreiche Innere strömt dann nach. In vielen Amoeben finden wir Zellkerne und Vakuolen. Die weissen Blutkörperchen (Leukocyten) des tierischen Blutes sind Zellen mit amoeboïder Bewegung.

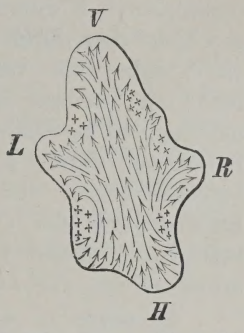


Fig. 6. Eine Amoebe. Die Pfeile deuten die Richtung der Bewegung an, die Kreuze bezeichnen die ruhenden Partien. In diesem Augenblicke geht die Bewegung also hauptsächlich in der Richtung *H-V*, kann aber im nächsten Augenblicke z. B. nach *L* oder *R* wechseln. (Noll.)

Das *Protoplasma* (*πρῶτος* der erste, *πλάσμα* das Geformte, das Gebildete), das wir oben vorläufig kennen gelernt haben, finden wir bei jedem lebenden Wesen; es ist der eigentliche Träger der Lebenserscheinungen.

Schon bei der Betrachtung so kleiner und einfach gebauter Formen tritt uns scharf der Unterschied zwischen den belebten Körpern, den Organismen, und der leblosen, nicht organisierten Materie entgegen. Dieser Unterschied zeigt sich teils im Bau, teils im Verhalten der Körper. Alle Organismen sind charakterisiert 1. durch ihre Reizbarkeit und durch ihre Fähigkeit, sich mehr oder weniger an ihre Umgebung anzupassen (Selbstregulierung), 2. durch Nahrungsaufnahme und die damit zusammenhängenden Stoffumsetzungen (Stoffwechsel), 3. durch Bewegung, 4. durch Wachstum, 5. durch Vermehrung; dazu tritt früher oder später 6. der Tod, das endgültige Aufhören der Lebenserscheinungen, nach welchem der Organismus auf verschiedene Weise der Auflösung anheimfällt. Alle diese physiologischen Vorgänge finden wir nicht nur bei

den höchst entwickelten Organismen, sondern ebenso bei den niedrigsten, und wir können mit Sicherheit annehmen, dass sie für die allerersten Urwesen auf der Erde in gleicher Weise charakteristisch waren.

All diesen Erscheinungen steht bei der leblosen Materie nichts wirklich Entsprechendes gegenüber, auch nicht bei den kompliziertesten Apparaten und Maschinen, welche in einzelnen Punkten am ehesten mit den Organismen verglichen werden könnten. In den Fällen, in welchen bei nicht organisierten Körpern Wachstum sich beobachten lässt, z. B. bei Krystallen, geschieht dies durch Auflagerung neuer Stoffteile auf ältere *(Apposition)*, ein Vorgang von verhältnismässig grosser Einfachheit. Können nun auch mehr oder weniger unwesentliche Teile im Organismus auf diese Weise zunehmen, so geschieht doch im grossen und ganzen das Wachstum bei den Lebewesen durch Einlagerung *(Intussusception)* von neuen Stoffteilen zwischen ältere, und das Wachstum ist hier ausserdem gewöhnlich an die Entwickelung des Organismus geknüpft, d. h. an dessen innere, nach bestimmten Zielen fortschreitende Ausbildung, deren Richtung nicht unmittelbar von der Aussenwelt bedingt wird.

Es würde zu weit führen, hier näher auf die Verschiedenheiten zwischen Lebensäusserungen der Organismen und den Wirkungen chemischer und physikalischer Kräfte auf die leblose Materie einzugehen; ebensowenig soll hier eine Definition des Begriffes „Leben" versucht werden. Nahm man in früheren Zeiten als Ursache aller Lebenserscheinungen eine besondere „Lebenskraft" an, so gilt heute die Überzeugung, dass alle materiellen Lebensvorgänge in voller Übereinstimmung mit den allgemeinen Naturgesetzen geschehen. Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft ist eine der wichtigsten Stützen für diese Auffassung, welche im übrigen wesentlich gefördert wurde durch die synthetische Darstellung vieler pflanzlicher und tierischer Stoffe, deren Entstehung man sich früher nur durch Vermittelung einer „Lebenskraft" vorstellen konnte (Wöhlers Synthese des Harnstoffes 1828). Doch mag hier betont werden, dass die Entstehungsweise all dieser Stoffe im Organismus sich mit den im chemischen Laboratorium geübten Darstellungsmethoden nicht zusammenstellen lässt. Der Unterschied zwischen der Lebenstätigkeit und den rein physikalisch-chemischen Erscheinungen in der unbelebten Natur muss also in besonderen Eigenschaften der Organismen und wohl vor allem in der Beschaffenheit des Protoplasma gesucht werden. Wir kommen damit zu der schwierigen Frage nach dem feineren Bau der Organismen, also nach dem, was man im engeren Sinne ihre Organisation nennt.

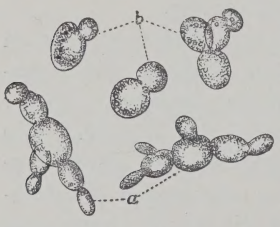


Fig. 7. Der Pilz der alkoholischen Gärung der Bieres. *a* Oberhefe. *b* Unterhefe. (Reess.)

Hier stehen wir auf ganz schwankendem Boden, auf dem wir nichts Sicheres wissen. In einem späteren Kapitel werden wir diese Frage wieder zu berühren haben, hier soll nur bemerkt werden, dass wir unter Organisation eigentlich nur den in unserem Denken notwendig vorausgesetzten, ganz besonderen Bau verstehen, welcher die Lebenserscheinungen ermöglicht und andererseits durch sie bedingt und erhalten wird. Mit einer solchen Deutung wäre indessen nicht viel gesagt, wenn man nicht hinzufügte, dass wir bis in die kleinsten Teile eines organisierten lebenden Körpers hinein eine Mannigfaltigkeit von oft sehr zusammengesetzten Stoffen annehmen müssen, welche nicht in einfacher Mischung vorliegen, sondern in enger Verbindung und Wechselwirkung mit einander stehen.

In engem Zusammenhang mit der komplizierten Natur der Organismen steht die wichtige Tatsache, dass die Organismen ihren Ursprung immer nur von ihres-

gleichen nehmen. Jedenfalls ist noch nie auch nur die geringste Andeutung einer Neubildung lebender Wesen aus nicht organisierter oder toter organisierter Substanz wirklich nachgewiesen worden. Die älteren Anschauungen von einer solchen Urzeugung (generatio aequivoca) bei ganz niederen Organismen haben sich in allen näher untersuchten Fällen als unrichtig herausgestellt (Pasteur).

Kap. 2. Einzellige Pflanzen.

6. Während bei den in Kap. 1 vorgeführten Organismen das Protoplasma nur vorübergehend von einer Membran umschlossen wird, ist diese Bildung einer Zellwand die Regel bei der grossen Mehrzahl aller übrigen Organismen, und das Fehlen einer ausgesprochenen Gestalt, welche jene nackten Protoplasmamassen charakterisierte, wird bei diesen abgelöst durch Bestimmtheit in der Form, welche eben durch die relative Starrheit der Zellwand bedingt wird. Die freie Beweglichkeit des Protoplasma wird somit wesentlich behindert, und nur bei gewissen Wasserpflanzen kann dasselbe auf bestimmten Entwickelungsstufen frei aus der „Zelle" hervortreten.

Ein gutes Beispiel für eine einzellige Pflanze bietet uns der Hefepilz; er stellt einen mikroskopisch kleinen, ungefähr eiförmig gestalteten Organismus mit fester Zellwand, einem Protoplasmakörper mit Zellkern und nicht kontraktilen Vakuolen dar. Dieser Protoplasmakörper tritt nie aus seiner Umhüllung heraus. Die neue Zelle entsteht hier in der Weise, dass die Wandung, wie aus Fig. 7 ersichtlich, sich ausbaucht, gewöhnlich an einem Ende der Zelle, dass diese Ausbauchung grösser und grösser wird, durch eine Wand von der Mutterzelle sich abgrenzt und schliesslich von dieser sich ablösst (Sprossung). Geht die Sprossung so rasch vor sich, dass die Tochterzellen neue Tochterzellen bilden und diese letzteren vielleicht ebenfalls zur Sprossung gelangen, bevor die ersten Abkömmlinge von der Mutterzelle sich getrennt haben, so kommen Zellketten zu stande, wie sie in Fig. 7 abgebildet sind. Damit ist der erste Schritt zur Bildung einer mehrzelligen Pflanze getan; immerhin rechnen wir die Hefe und viele ähnliche Pilze und Algen zu den einzelligen Pflanzen, da jede einzelne Zelle eine so weitgehende Selbständigkeit besitzt, dass sie ohne die geringste Einbusse an Lebens- und Fortpflanzungsfähigkeit sich aus dem Verbande mit anderen lösen kann.

7. Keiner der bisher erwähnten Organismen ist grün; bei vielen anderen dagegen finden wir im Protoplasma grüngefärbte Körper von bestimmter Form, welche bei der Ernährung der Pflanze eine ausserordentlich wichtige Rolle spielen, insofern sie die Pflanze dazu befähigen, mit Hilfe des Lichtes die Kohlensäure der Luft als Nahrungsquelle zu benutzen („Kohlensäureassimilation"); sie können also organische Substanz selbst bilden, während nichtgrüne Pflanzen fertig gebildeter organischer Körper zu ihrer Ernährung bedürfen. Diese letzteren Pflanzen sind entweder Schmarotzer, Parasiten, welche aus fremden lebenden Organismen direkt

ihre Nahrung ziehen, oder aber Saprophyten, welche unbelebte organische Substanz, z. B. Zucker, Stärke u. dergl., verwerten.

8. Die meisten **einzelligen Pflanzen** sind mikroskopisch klein und von einfachstem Bau, wenn auch die Zellwand oft mit Zacken, Warzen, Leisten u. dergl. verziert ist.

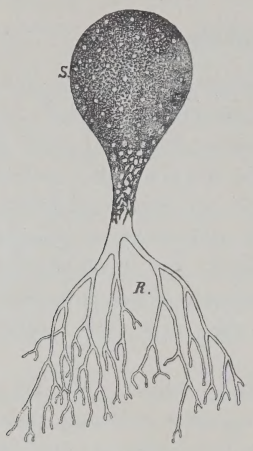


Fig. 8. *Botrydium granulatum*, cä. $^{15}/_{1}$. (Rostafinski.)

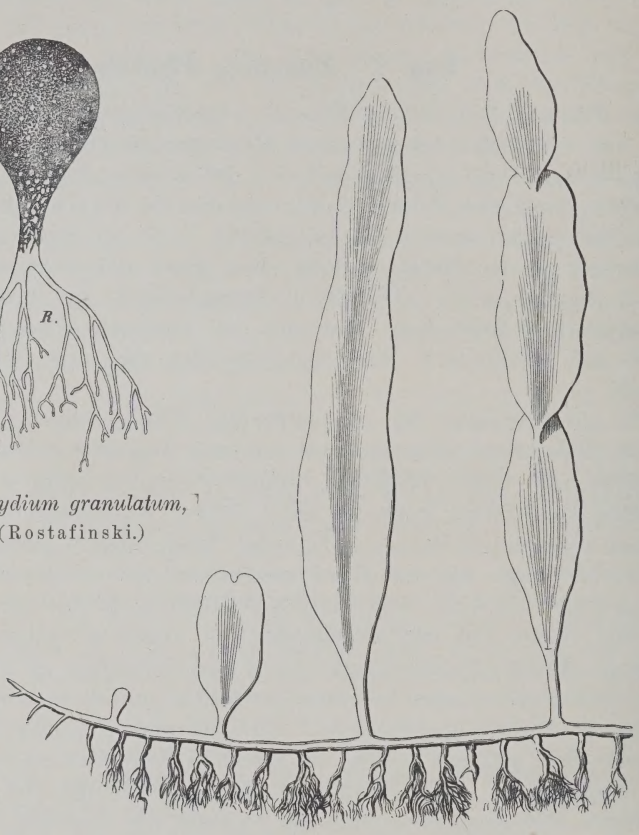


Fig. 9. *Caulerpa prolifera* (natürl. Grösse). (Reinke.)

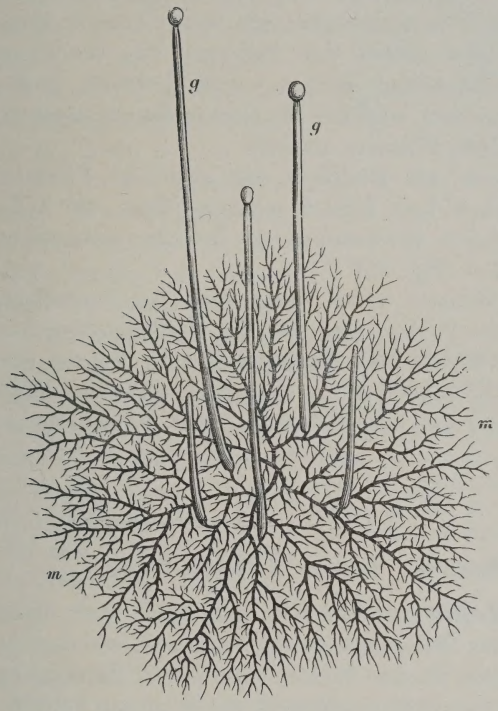
Für solche Formen mögen als Beispiele die folgenden dienen:

Die *Desmidiaceen* sind mikroskopisch kleine, frei im Süsswasser lebende grüne Algen, deren Zellen zumeist einzeln, selten zu Ketten vereint vorkommen; doch auch im letzteren Falle sind sie alle gleichwertig, können sich von einander trennen und sich fortpflanzen. Die Zellen bestehen jeweils aus zwei symmetrischen Hälften, welche durch eine Einschnürung von einander getrennt sind; sie zeichnen sich durch ungewöhnlichen Formenreichtum mit Einschnitten, Warzen, Stacheln usw. aus.

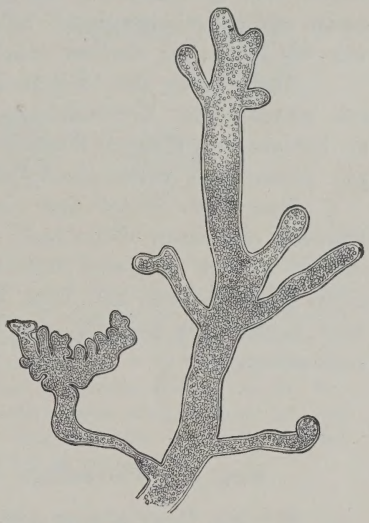
Die *Peridineen* bilden eine weitere Gruppe von einzelligen Organismen, welche vorzugsweise im Meeresplankton in ungeheuren Mengen suspendiert leben; zwei Geisseln ermöglichen ihnen Eigenbewegung, In den meisten

Fällen besitzen sie eine aus eigentümlich skulptierten Platten bestehende Membran. Ihre Farbe ist braun.

Auch die *Diatomeen* sind einzellige Pflanzen; diese mikroskopisch kleinen, gelbbraunen Organismen leben entweder einzeln oder in Ketten, in Schleimmassen eingebettet usw. Die Zellwände der Diatomëen zeigen



10



11

Fig. 10. *Phycomyces nitens.* *m* das Mycel, welches aus einer einzigen unseptierten Hyphe besteht. *g* Sporangienträger. (Sachs.) — Fig. 11. Ein Stück einer einzelligen Alge, *Udotea.* (Reinke.)

einen ausserordentlichen Reichtum an Formen; immer aber bestehen sie aus zwei schachtelartig in einander greifenden Schalen, welche sehr reich an Kieselsäure sind. Mit den Peridinëen zusammen bilden die Diatomëen im Meere durch ihre Fähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren, die wichtigste Nahrungsquelle für sehr kleine Tiere, welche ihrerseits wieder grösseren zur Nahrung dienen.

Auch bei einzelligen Pflanzen kann sich im Äusseren eine weitgehende Arbeitsteilung zu erkennen geben; bei bestimmten grünen Algen (Siphonëen) kann die Zelle sich vielfach verzweigen (Fig. 11) und so z. B. bei Bryopsis federförmig werden, oder sie kann sich deutlich in einen grünen oberirdischen und einen farblosen als Wurzel fungierenden unterirdischen Teil differenzieren, wie bei *Botrydium* (Fig. 8), dessen oberirdischer Teil bläschenförmig ist. Am weitesten ausgebildet ist diese

Gliederung einzelliger Pflanzen bei der in tropischen Meeren verbreiteten Gattung Caulerpa. Hier erscheinen Teile der Zelle als wagerecht fortwachsender, rhizomähnlicher Körper mit dauerndem Spitzenwachstum, andere Teile als Wurzeln und wieder andere als Blätter oder verzweigte Sprosse; dabei bleibt aber die ganze Pflanze immer eine einzelne Zelle, wenn dieselbe auch mit zahllosen Zellkernen und einem eigentümlichen Stützgerüst von dünnen Cellulosebalken ausgestattet ist, welch letztere netzförmig mit einander verbunden quer durch den Zellraum von Wand zu Wand sich ausspannen. Die Caulerpaarten werden verhältnismässig gross, einige sogar fusslang; damit ist indessen zugleich die Grenze dessen gegeben, was die Natur im Aufbau einzelliger Pflanzen erreicht.

Auch unter den Pilzen finden wir Beispiele für einzellige Pflanzen mit weitgehender Verzweigung; auch hier können einzelne Teile der Zelle an bestimmten Stellen Wurzelfunktion übernehmen, so bei dem Schimmelpilz Mucor und verwandten Formen (Fig. 10).

Botrydium bietet uns ein Beispiel dafür, dass auch bei einzelligen Pflanzen mit festen Zellwänden das Protoplasma bei der Fortpflanzung frei in das Wasser in Form von Schwärmsporen austreten kann, welche mit ihren Geisseln eine Zeit lang umherschwimmen, sich dann festsetzen und nach Verlust der Geisseln eine Zellwand bilden und zu einer neuen Pflanze auswachsen.

Kap. 3. Vielzellige Pflanzen. Innere Arbeitsteilung.

9. Die **Neubildung von Zellen** geschieht in der Regel nicht nach dem oben angeführten Beispiele des Hefepilzes durch Sprossung, sondern in der weitaus grössten Zahl der Fälle in der Weise, dass durch Entstehung einer Scheidewand eine Mutterzelle in zwei annähernd gleich grosse Tochterzellen geteilt wird (Zellteilung). Bleiben nun die neugebildeten Zellen im festen Verbande miteinander, so entsteht damit eine vielzellige Pflanze. Eine solche Vereinigung von Zellen nennen wir ein Zellengewebe. Die allermeisten, vor allem die höher organisierten Pflanzen bauen sich aus unzähligen Zellen auf. Die Zweckmässigkeit dieser Einrichtung ist einleuchtend. Die zu einem Gewebe verbundenen Zellen sind in der Regel sehr klein; damit gewinnt der ganze Bau an Festigkeit, ohne dass die Zellwände als solche übermässig verdickt zu werden brauchen, denn bekanntlich wächst bei gleicher Wanddicke die Festigkeit eines hohlen Körpers mit abnehmender Grösse. Ferner ist in einer vielzelligen Pflanze eine ganz andere Arbeitsteilung möglich als in einer einzelligen wie Caulerpa; jede einzelne Zelle kann ganz bestimmte Funktionen übernehmen und in Form und Bau zur vollendetsten Ausführung derselben sich entwickeln. Auf diese Weise vermag die ganze Pflanze sich auf eine weit höhere Organisationsstufe zu erheben.

10. Innere Arbeitsteilung. Pflanzenanatomie. Eine Reihe von vielzelligen Algen setzt sich aus Zellen zusammen, welche im wesentlichen

alle einander gleich sind und bei etwaiger Trennung auch für sich leben könnten. Eine solche Pflanze nennen wir eine Kolonie. In Fig. 12 ist eine solche Kolonie dargestellt. Hier sind 16 Zellen in einer Fläche angeordnet; jede einzelne dieser Zellen kann wieder eine neue Kolonie von 16 Zellen erzeugen (s. Figurenerklärung). Weitere Beispiele sind die in Fig. 13, 14 und 15 abgebildeten Algen und Bakterien.

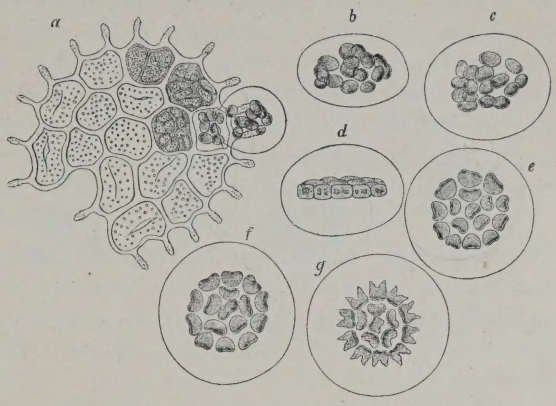
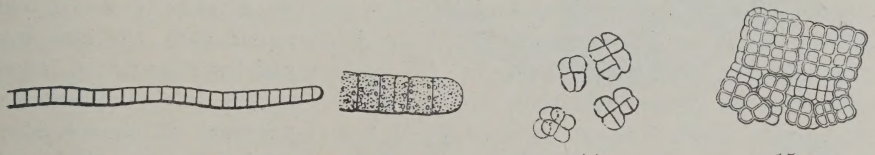


Fig. 12. *Pediastrum granulatum* und seine Entwickelung. *a* ein altes Individuum: die Zellen oben rechts bilden eben Schwärmsporen, welche, von einer zarten Blase umschlossen (*b* und *c*), durch eine Spalte in der Zellwand (in den entleerten Zellen von *a* sichtbar) auswandern. *b*—*g* stellt ein und dieselbe neugebildete Kolonie in verschiedenen Stadien der Entwickelung dar; die Schwärmsporen kommen nach und nach zur Ruhe und ordnen sich zu einem neuen *Pediastrum*. (A. Braun.)

Mit der fortschreitenden Entwickelung der Pflanzen treten auch höhere Anforderungen an diese heran; die Aufgaben mehren sich und die Zellen müssen nun die Arbeit unter sich teilen. Diese Arbeitsteilung kommt auch äusserlich in der Verschiedenheit der Form, in der Beschaffenheit der Zellwand und des Zellinhaltes zum Ausdruck. Sie zeigt sich in dem Gegensatze von geschlechtlichen (sexuellen) und ernährenden (vegetativen) Zellen, von Baumaterial erzeugenden und verbrauchenden, von teilungsfähigen und nicht teilungsfähigen, von mechanisch wirkenden und stoffleitenden Zellen, von solchen, welche die Pflanze im Boden verankern und



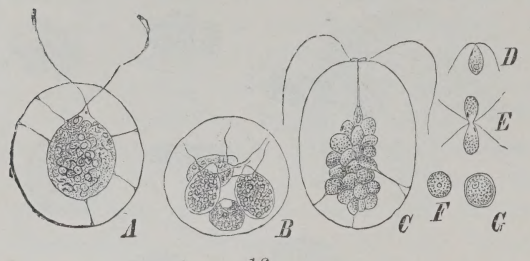
13 14 15

Fig. 13. *Oscillatoria:* ein Faden aus gleichartigen, niedrig zylinderförmigen Zellen. Rechts ist das Ende des Fadens in stärkerer Vergrösserung abgebildet; die dritte und vierte Zelle, von der Spitze ab gerechnet, sind erst vor ganz kurzer Zeit durch Teilung der Mutterzelle entstanden. (E. Warming.) — Fig. 14. *Pleurococcus* mit paarweise liegenden Zellen. (E. Warming.) — Fig. 15. *Sarcina ventriculi* (ein Spaltpilz); die mit doppelten Umrissen gezeichneten Zellen liegen über den einfach gezeichneten. $^{600}/_{1}$.

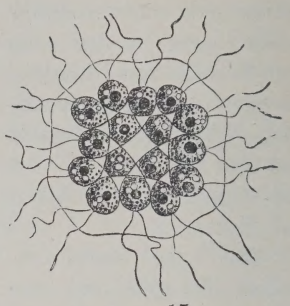
anderen, welche aus dem Boden Nahrung aufnehmen usf. Die Zellen einer solchen Pflanze, welche wir einen Zellstaat nennen, sind weit mehr von einander abhängig und viel unselbständiger als die Zellen einer Kolonie.

Auch nah verwandte Pflanzen können sehr verschiedene Stufen der Ausbildung, der Entwickelung einnehmen. Ein Beispiel hierfür bieten uns

die Volvocaceen, eine Familie der Grünalgen, deren Arten sämtlich Eigenbewegung besitzen. Am tiefsten stehen die einzelligen Sphaerella- und Chlamydomonas-Arten. Fig. 16, *A* gibt eine ganze Pflanze wieder, welche



16



17

Fig. 16. *Sphaerella*, eine einzellige Alge. (Lehrb. Strasburger usw.) — Fig. 17. *Gonium*, eine 16-zellige Kolonie. (Cohn.)

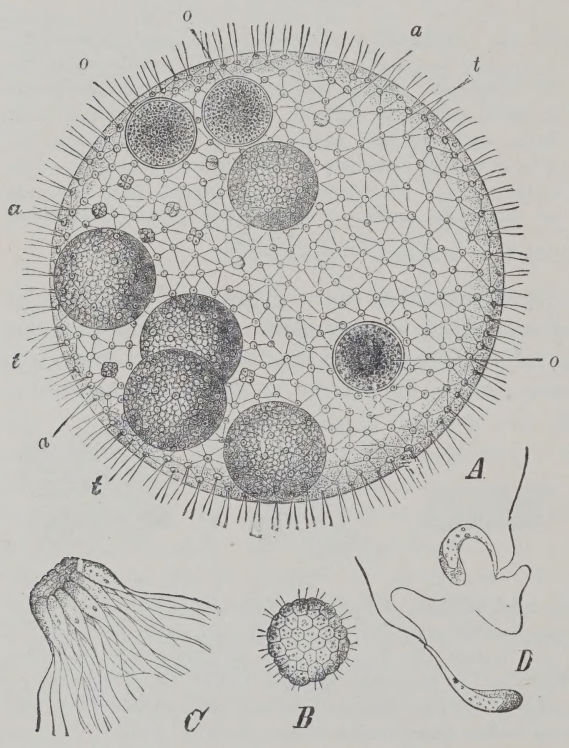


Fig. 18. *Volvox aureus;* eine Familie mit drei vor kurzem befruchteten Eiern (*o*) und ungefähr einem Dutzend Spermatozoiden bildenden Zellen (*a*); *t* sind fünf neue vegetative Tochterfamilien. *B* und *C* ein Büschel von 32 Spermatozoiden, von oben und von der Seite gesehen. *D* einzelne Spermatozoiden. (L. Klein in Lehrb. Strasburger usw.)

einem Schwärmer mit fester Zellwand ähnlich sieht; bei *B* ist die eine Form der Fortpflanzung durch Bildung von 4 Schwärmsporen dargestellt, während *C*—*G* die geschlechtliche Fortpflanzung durch Bildung von Geschlechtszellen (Gameten) und deren Kopulation zur Anschauung bringt. Bei der Gattung Gonium (Fig. 17) fügen sich je 4—16 einander ganz ähnliche und gleichwertige Zellen, regelmässig in einer Fläche angeordnet, zu einer Kolonie zusammen; sie sind noch in einem solchen Grade unabhängig von einander, dass gelegentlich einzelne sich von den anderen lostrennen, um eine neue Kolonie zu bilden. Am höchsten steht die Gattung *Volvox* (Fig. 18); die Pflanze hat die Form einer hohlen Kugel, deren Ober-

fläche aus einer einschichtigen Lage von Zellen besteht. Die Zahl der Zellen kann sich auf viele Tausende belaufen. Doch bildet diese Kugel in höherem Grade eine Einheit als Gonium; es besteht hier ein Gegensatz zwischen zwei Polen, von denen der eine bei der Bewegung sich vorn befindet. Ferner ist bereits Arbeitsteilung zwischen den Zellen eingetreten, welche in geschlechtliche (*o* und *a*) und vegetative zerfallen; von diesen letzteren wieder sind bestimmte Zellen imstande, neue Tochtezellen (*t*) zu bilden, während die weitaus grösste Zahl der vegetativen Zellen diese Funktion nicht zu erfüllen vermag.

Die Pflanzenanatomie ist die Lehre vom inneren Bau der Pflanzen, den wir auffassen können als Ausdruck der Arbeitsteilung zwischen Zellen oder Zellgeweben in den vielzelligen Pflanzen (s. Abschnitt 4).

11. Geschichtliches zum Begriffe „Zelle". Ein dünner Schnitt von Hollundermark oder Kork erscheint unter dem Mikroskop einer Honigwabe ähnlich; wir sehen Zellen resp. Hohlräume mit trennenden Wänden. Der Engländer Robert Hooke war der erste, welcher diese Beobachtung mitteilte (1667) und den Namen Zelle (cellula) in die Botanik einführte. Er sah auch, dass die Zellen in lebenden Pflanzen Flüssigkeit einschliessen. Der Engländer Nehemiah Grew und der Italiener Malpighi, die Begründer der Pflanzenanatomie (1671—1682), führten diese Beobachtungen fort und beschrieben, ausser Zellen, welche sie „Bläschen" oder „Schläuche" nannten, verschiedene röhrenähnliche Bildungen (Gefässe) in der Pflanze. Die irreführende, aber nun einmal traditionelle Bezeichnung Gewebe für ein zusammenhängendes System von Zellen, entsprang Grews merkwürdiger Vorstellung, dass die festen Zellwände in einer Pflanze aus einer dicht verfilzten, faserigen Masse beständen, eine Vorstellung, welche wohl bei der Beobachtung sogenannter schraubenförmiger Verdickungen der Zellwände entstand. Der deutsche Forscher Hugo v. Mohl wies (1831) mit Sicherheit nach, dass die Gefässe aus einer Reihe übereinanderstehender Zellen durch mehr oder weniger vollständige Auflösung der Querwände entstehen, leitete also die Gefässe von Zellen ab. Nach der Entdeckung eines rundlichen Körpers in der Zelle, des Zellkerns, durch den Engländer Robert Brown (1833), bewies Schleiden (1838) die allgemeine Verbreitung des Kernes in den Pflanzenzellen und schrieb ihm eine wesentliche Rolle bei der Zellenneubildung zu; die Auffassung der Zelle als Elementarorgan gewann hiermit grosse allgemeine Bedeutung; denn eben durch den Nachweis des Zellkerns im Tierkörper und durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am tierischen Embryo konnte Schwann (1839) die wichtige Lehre begründen, dass sowohl der Tier- als der Pflanzenkörper aus Zellen und deren Derivaten sich aufbaut.

Schon ältere Forscher hatten beobachtet, dass die Pflanzenzelle eine weiche, feingekörnte Masse einschliesst, welche Bewegung zeigt (Corti 1772, Treviranus 1807). Mohl untersuchte diese Masse näher und gab ihr den Namen Protoplasma (1846). Da man fand, dass viele niedere Algen zu bestimmten Zeiten keine Zellwand besitzen, also „nackte" Zellen darstellen (z. B. Botrydium, Sphaerella, Volvox u. a.) und dass die Zellmembran auch bei vielen tierischen Zellen fehlt, so gelangte man dazu, das Protoplasma

(mit dem Zellkern) als das Wesentliche in der Zelle, die Zellwand als nebensächlich zu betrachten (Brücke, Max Schulze 1861). Man neigte seit der Zeit dazu, jede vielzellige Pflanze als Zellengesellschaft, als Kolonie oder als Staat von individualisierten, durch Wände von einander getrennten Protoplasmakörpern aufzufassen. Seit etwa 1880 haben indessen verschiedene Forscher (Tangl, Russow, Gardiner u. a.) nachgewiesen, dass in den meisten Fällen das Protoplasma einer Zelle durch äusserst feine Öffnungen in der Zellwand mit dem Protoplasma der Nachbarzellen in Verbindung steht (vergl. § 137). Damit wird das gesamte Protoplasma einer Pflanze gewissermassen zu einem einzigen Körper, und die Auffassung einer Pflanze als einer Einheit tritt, gestützt durch eine Reihe später zu besprechender physiologischer Tatsachen, wieder mehr in den Vordergrund. Der Gegensatz einerseits zwischen den oben erwähnten verhältnismässig grossen „einzelligen" Pflanzen wie Caulerpa, Bryopsis, Vaucheria, Mucor etc. und anderseits den aus zahlreichen Zellen aufgebauten Pflanzen wird natürlich durch die Entdeckung vom Zusammenhang des Protoplasma innerhalb der Pflanze wesentlich abgeschwächt. Zwischen cellulären und nichtcellulären Pflanzen wird also die Grenze verwischt; beide stellen in diesem Lichte gesehen gleich gute Einheiten dar. Sachs hat (1892) für die einzelnen Zellkerne mit zugehörigem (und wahrscheinlich vom Kerne beherrschtem) Protoplasma die Bezeichnung Energiden eingeführt, von welchen jede Zelle eine oder mehrere beherbergen kann. Diese Bezeichnung hat sich indes nicht allgemein eingebürgert.

Kap. 4. Äussere Arbeitsteilung. Morphologie.

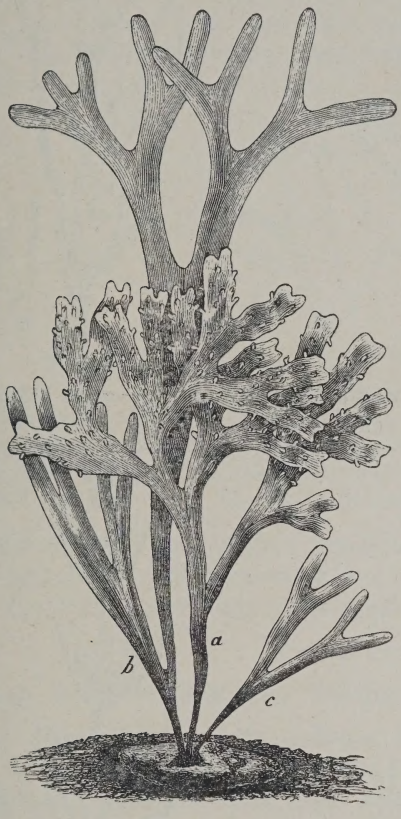
12. Auch die **äussere Arbeitsteilung** bietet einen Massstab für die höhere oder tiefere Stufe, auf welcher ein Organismus steht, und für seine Anpassung an verschiedene Aufgaben und Leistungen.

Die einfachsten Formen treten uns bei denjenigen Algen oder Pilzen entgegen, deren Körper aus einem unverzweigten Faden (Fig. 13) oder aus einer mehr oder minder regelmässig begrenzten Fläche (Fig. 12 u. 17) besteht oder eine mehr oder weniger regelmässig gerundete, kugelige Form (Fig. 14 u. 15) annimmt und bei denen alle Zellen unter einander gleichwertig und teilungsfähig sind.

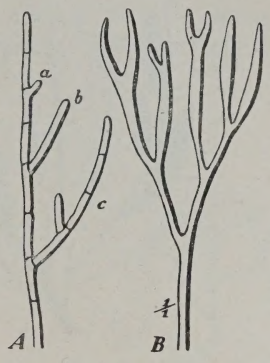
Auf der nächst höheren Stufe der Formenentwickelung wächst der Pflanzenkörper nicht mehr gleichmässig in allen seinen Teilen; ein Teil der Pflanze bleibt in jugendlichem Zustande, übernimmt als Vegetationspunkt das Längenwachstum und tritt dadurch in Gegensatz zu den ausgewachsenen Teilen der Pflanze.

Auf einer höheren Stufe verzweigt sich der Körper, d. h. es treten mehrere Vegetationspunkte an ihm auf, so dass er an mehreren Stellen auswächst und Glieder oder Körperteile bildet, welche einander ebenso wie der ursprünglichen Pflanze gleichen. Ist bei einer Pflanze die Streckung in einer bestimmten Richtung besonders hervortretend, so sprechen wir von einer Hauptachse und bezeichnen die neu hinzutretenden Teile als Zweige

(erster, zweiter oder höherer Ordnung, je nach dem Grade der Verzweigung). Die Art der Verzweigung kann mannigfaltig sein; Fig. 19 und 20 *B* zeigen regelmässige gabelige Verzweigung bei zwei Algen, d. h. die Achsen teilen sich jedesmal in zwei (oder drei), welche in der Wachstumsrichtung von der



19



20

21

Fig. 19. Die Rotalge *(Rhodophycee) Gigartina mamillosa* in natürl. Grösse. *a* fruktifizierend (Luerssen). — Fig. 20. *A* ein Stück einer Alge, *Cladophora arcta* (vergr.). *a* ist der jüngste Zweig, *c* der älteste, der sich eben wieder verzweigt; *B* ein Stück der Alge *Furcellaria fastigiata*. Natürl. Grösse. (E. Warming.) — Fig. 21. *Ceramium diaphanum* ($^1/_1$). (Kützing.)

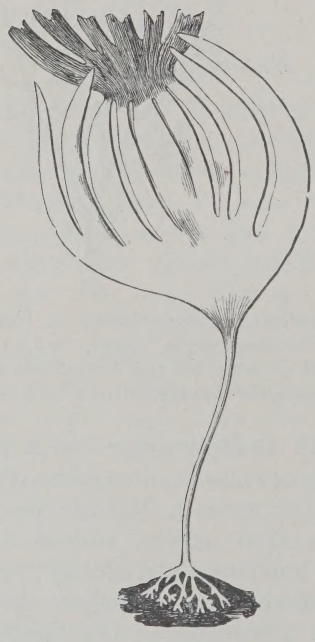
Mutterachse abweichen. Häufiger aber bildet die Mutterachse eine gerade Linie und die Seitenachsen entstehen in aufsteigender Folge an ihren Seiten (Fig. 20 *A*).

Der nächste Schritt wird dadurch charakterisiert, dass die Glieder einer verzweigten Pflanze untereinander ungleich werden, indem Arbeitsteilung unter ihnen Platz greift und ähnliche Unterschiede unter ihnen sich geltend machen, wie wir sie bei Caulerpa gesehen haben: die Glieder bleiben zum Teil stielrund und wachsen fortgesetzt an der Spitze weiter, andere, seitlich gestellte, werden blattartig und stellen bald ihr Längenwachstum ein; mit anderen Worten, wir haben hier schon den Gegensatz

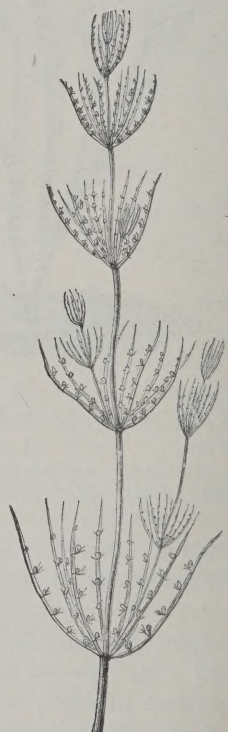
22

23

Fig. 22. *Delesseria sanguinea*, ca. $^1/_3$. (Kützing.) — Fig. 23. *Sargassum bacciferum*, ca. $^1/_1$. (Kützing.)



24

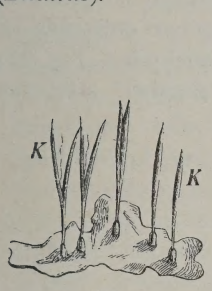


25

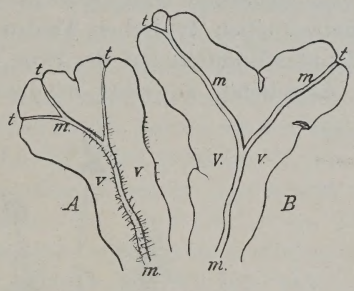
Fig. 24. *Laminaria digitata*, stark verkleinert. (Luerssen.) — Fig. 25. *Chara fragilis*, $^1/_1$. (Lehrb. Strasburger usw.)

zwischen Stamm und Blatt; dazu kommen noch Haare und bei hochentwickelten Pflanzen ein dritter Körperteil, die Wurzel. Jeder von diesen Körperteilen übernimmt seine bestimmte Arbeit.

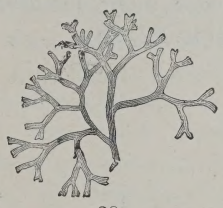
Im Gegensatz zu den mit Stamm und Blatt ausgerüsteten Pflanzen (*Cormophyten*) bezeichnet man die Pflanzen, deren Körper entweder ungeteilt ist oder nach Anlage und Wachstum ganz gleichartige Glieder besitzt, als Lagerpflanzen (*Thallophyten*); der vegetative Körper selbst heisst Lager (*Thallus*).



26



27



28

Fig. 26. *Anthoceros laevis* (1/1). *k* Sporogone. — Fig. 27. Thallus von *Metzgeria furcata* (vergr.), von der Unterseite *(A)* und von der Oberseite *(B)*; der dicke Mittelnerv endigt in dem Einschnitte, in welchem der Vegetationspunkt *(t)* liegt. *v—v* ist der von einer Zellschicht gebildete Flügel (Sachs.) — Fig. 28. *Riccia fluitans* (1/1). (Lehrb. Strasburger usw.)

Die Lehre von der äusseren Gliederung der Pflanze heisst Formenlehre oder Morphologie; die Anpassung der Formen an bestimmte Funktionen umfasst das Gebiet der Organlehre oder Organographie.

Kap. 5. Übergang vom Thallus zum beblätterten Spross.

13. Die Pilze und die meisten Algen sind Lagerpflanzen, Thallophyten, doch kann der Thallus die verschiedensten Formen annehmen, von der einfachen rundlichen Zelle, dem Zellfaden und Zellhäufchen (Fig. 13,

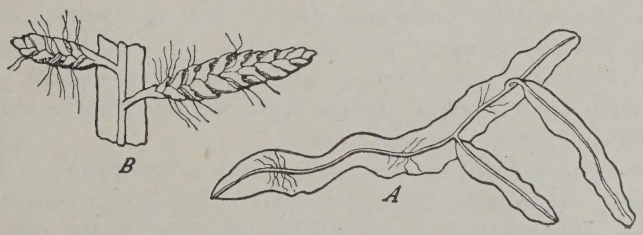
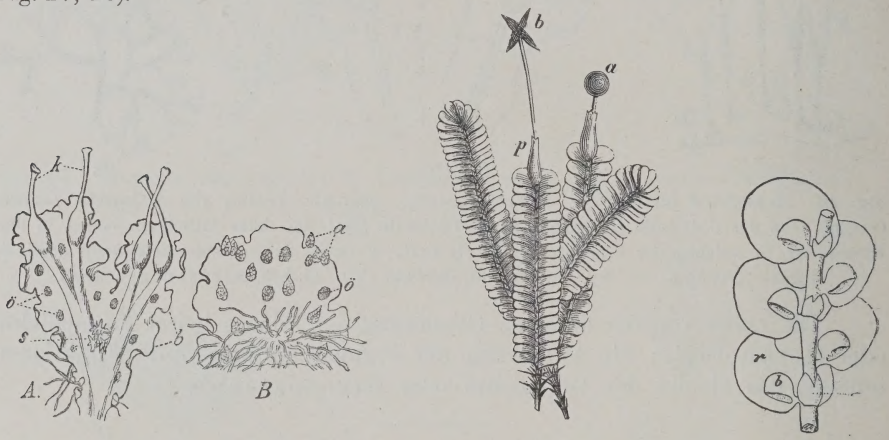


Fig. 29. *Pteropsiella.* Steriler *(A)* und fertiler *(B)* Spross. (Spruce.)

14, 15) bis zu den zierlich verzweigten Formen der Abb. 9, 19 und 21 oder Formen wie Laminaria (Fig. 24); der Thallus dieser Alge besitzt die Gestalt eines langgestielten, durch einen Befestigungsapparat am Meeresboden verankerten Blattes, welches durch Einschiebung einer neuen Spreite zwischen der alten und dem Stiele sich vergrössert (s. Fig.). Bei den höher stehenden

Braun- und Rotalgen gliedert sich der Thallus bereits in Stamm und Blatt (Fig. 22 u. 23), wenn auch hier in der Regel noch keine so scharfen Gegensätze bestehen wie bei höheren Pflanzen. Ebenso besitzen unter den Grünalgen die Armleuchtergewächse, die Characeen, einen ausgeprägten Stamm mit quirlständigen Verzweigungen, welche mit den Blättern die Eigenschaft teilen, dass ihr Wachstum begrenzt ist.

14. Auch bei den **Moosen** finden wir in der Ausbildung des Pflanzenkörpers alle Übergänge vom einfachen Thallus bis zum typischen beblätterten Stamm. Viele Arten haben einen typischen Thallus, welcher entweder in Form unregelmässig gelappter Rosetten auf der Erde sich ausbreitet (Fig. 26) oder mehr bandförmig, kriechend, zuweilen regelmässig gegabelt erscheint (Fig. 27, 28).



30 31 32

Fig. 30. *Blasia pusilla* von der Rückenseite *(A)* und von der Bauchseite *(B)*; *b* Rückenblätter; *s* sternförmige Brutknospen; *ö* „Blattohren"; *k* langhalsige Brutknospenbehälter. (Schiffner.) — Fig. 31. *Plagiochila asplenioides*, vergr. (Prantl.) — Fig. 32. *Frullania dilatata* (vergr.) von der Unterseite gesehen; *r* Rückenblätter, *a* Unterblätter. (Göbel.)

Andere Arten treten unter zwei Formen auf; sie besitzen einen echten Thallus (als Ernährungsorgan) und ausserdem typische Blatttriebe (fruktifizierend), welche aus dem Thallus entspringen (z. B. Fig. 29, wo *B* den fruktifizierenden Trieb darstellt, der aus der dicken Mittelrippe auf der Unterseite des sterilen Triebes entspringt).

Zwischenstufen zwischen dem breiten flachen bandförmigen Thallus und dem schlanken stielrunden beblätterten Trieb finden sich beispielsweise bei Blasia, Riccia, Marchantia u. a. Bei Blasia (Fig. 30) bilden die vegetativen Teile ein wirkliches Lager, auf jeder Seite der bandförmigen Sprossachse aber bilden sich eine Reihe von Lappen, „Rückenblätter" (Fig. 30 *b*), während auf der Unterseite bereits kleine Schuppen auftreten, welche den „Unterblättern" der typisch beblätterten Arten an die Seite zu stellen sind. Ähnliche Blattbildungen finden sich am Thallus der anderen angeführten Gattungen.

Endlich besitzen die meisten Lebermoose einen Stamm von der gewöhnlichen runden Form mit zwei Reihen deutlicher Rückenblätter und oft auch einer Reihe von Unterblättern (Fig. 31, 32). Bei den Laubmoosen kommen ausschliesslich echte beblätterte Triebe vor, wenn wir von dem lagerförmigen Vorkeim (Protonema) absehen.

Es ist also nicht angängig, eine scharfe Grenze zwischen Lagerpflanzen und solchen mit beblättertem Spross zu ziehen.

15. Alle höheren Pflanzen (Gefässkryptogamen und Phanerogamen) haben echte beblätterte Sprosse; gleichzeitig aber kommt hier, wie oben erwähnt, ein neues Organ hinzu, die Wurzel, deren Aufgaben darin bestehen, teils Wasser und mineralische Nährstoffe aus dem Erdboden aufzunehmen, teils die Pflanze im Boden zu befestigen. Zwar besitzen auch die Thallophyten Organe für diese Funktionen, von der einzelligen Caulerpa und von Botrydium angefangen bis zu den höchst entwickelten Moosen und dem Vorkeim der Farne; hier aber sind diese Organe haar- oder fadenförmige, zumeist verzweigte Gebilde von einfachstem Bau (sog. „Rhizoiden"), welche physiologisch gesehen den Wurzeln entsprechen, da sie dieselben Aufgaben erfüllen wie diese, aber in ihrem Bau von denselben wesentlich verschieden sind.

Mit dem Auftreten typischer Wurzeln wird auch die innere Einrichtung der Pflanze weit vollkommener; es werden Leitungsbahnen von kompliziertem Bau und mancherlei andere Gewebe angelegt, entsprechend der stetig wachsenden Zahl besonderer physiologischer Aufgaben.

Wenn wir also bei den niederen Pflanzen zwischen Lager (Thallus), und Haarbildungen unterscheiden können, so treten uns bei den höheren viererlei Pflanzenteile entgegen: a) Spross, b) Blatt, c) Wurzel und d) Haare. Diese sollen im 2. Abschnitt näher besprochen werden, welcher sich hauptsächlich mit den Formen der vegetativen Pflanzenteile beschäftigt.

Zweiter Abschnitt.

Äussere Morphologie der höheren Pflanzen: die Ernährungsorgane.

Kap. 6. Keim, Keimpflanze. Wurzel.

16. Der **Keim** (Keimling) der Phanerogamen ist eine vollständige kleine Pflanze im Embryonalzustand; eingeschlossen von einer Samenschale, manchmal auch gleichzeitig von Sameneiweiss umgeben (Fig. 33), ruht er ohne Wachstum im Samen, bis die Bedingungen zur Keimung eintreten. Die Keimpflanze nennen wir den weiter entwickelten Keim, solange derselbe noch nicht die charakteristischen Formen der erwachsenen Pflanze angenommen hat (z. B. Fig. 34, 35).

Die meisten Keime besitzen Wurzel, Spross und Blatt in deutlicher Anlage, und bei der Keimpflanze treten noch Haare hinzu. Der am vollständigsten ausgebildete Keim besteht aus einem Sprossteil, dem hypokotylen Glied[1]) (Hypokotyl, Keimachse Fig. 34 *a*), welches nach unten in die Keimwurzel übergeht (Fig. 34 *d*, 35 *hw*); oben trägt die Keimachse 1 oder 2 (selten mehr) Blätter, die Keimblätter, Kotyledonen (Fig. 33, 34 *b*, 35) und endigt gewöhnlich mit einer vom Keimblatte resp. den Keimblättern eingehüllten Knospe, der Keimknospe (Fig. 33 *k*, 34 *c*), d. h. der ersten Gipfelknospe der Pflanze, welche den primären Trieb (Fig. 35 *o* mit *l'-l*), das erste Glied der Hauptachse bildet.

17. Bei der **Keimung** des Samens dringt die Keimwurzel gewöhnlich senkrecht in die Erde und entwickelt sich zur ersten Wurzel der Pflanze, der Hauptwurzel (Fig. 34, 35). Die Wurzel empfindet die Schwerkraft als Reiz zum Abwärtswachsen: sie dringt in die Erde ein, sie ist „positiv geotropisch“[2]). Nur bei der Mistel und ähnlichen Schmarotzern (Fig. 36) ist die Wurzel für das Licht empfindlicher als für die Schwerkraft, so dass die Wurzel sich vom Lichte abwendet und zwar selbst nach anderen Richtungen als nach dem Erdzentrum hin; sie flieht das Licht, ist „negativ heliotropisch“[3]).

Die junge Wurzel entwickelt sich kräftig und verzweigt sich reich bei den meisten Gymnospermen und Dikotylen (Fig. 35). Wir nennen sie Pfahl-

---

[1]) ὑπὸ unten; κοτυληδών (Saug-) Napf = Keimblatt.
[2]) γῆ Erde; τρόπος Wendung, von τρέπειν wenden.
[3]) ἥλιος Sonne; τρόπος.

wurzel, wenn sie kräftiger ist als ihre Seitenwurzeln und sich deutlich nach der Spitze zu verjüngt, z. B. bei der gelben Rübe *(Daucus)*, *Beta vulgaris*, *Capsella*, beim Kohl u. a. Bei den Gefässkryptogamen und den Monokotylen ist sie meist schwach und dünn, verzweigt sich wenig oder garnicht und gleicht im ganzen den hier sehr bald, oft fast zur selben Zeit am Stamme hervorbrechenden zahlreichen dünnen Wurzeln (Adventivwurzeln); bei solchen Faserwurzeln geht die Hauptwurzel meist frühzeitig zugrunde (Fig. 37).

18. Die **Verzweigung der Wurzel** steht in enger Beziehung zu den Funktionen derselben, welche im wesentlichen darin bestehen, die Pflanze im Erdboden zu befestigen und Wasser sowie andere Nährstoffe aus demselben aufzunehmen. Die Verzweigungen erster Ordnung der Pfahlwurzel unterscheiden sich insofern von der Pfahlwurzel selbst, als sie nicht senkrecht in der Richtung des Erdradius, sondern schräg nach abwärts in einigermassen bestimmtem Winkel zu diesem wachsen (Fig. 35). Die Wurzelverzweigungen höherer Ordnung sind dagegen oft garnicht geotropisch und wachsen daher von vornherein senkrecht zur Mutterwurzel oder in anderen Richtungen aus Erde heraus. Dagegen sind die einzelnen Wurzeln der Faserwurzel (z. B. der Gefässkryptogamen und Monokotylen) und andere Adventivwurzeln ausgesprochen positiv geotropisch (Fig. 40, 43). Immer aber ist das Wurzelsystem so angelegt, dass die einzelnen Wurzeln möglichst gleichmässig um die Pflanze in der Erde verteilt sind und so ein möglichst grosses Volum Erde einfassen und ausnützen können; der Wert dieser Verteilung für die Ernährung der Pflanze liegt auf der Hand. (Dem gleichen Zwecke dienen die später § 22 und anderen Ortes zu besprechenden Wurzelhaare).

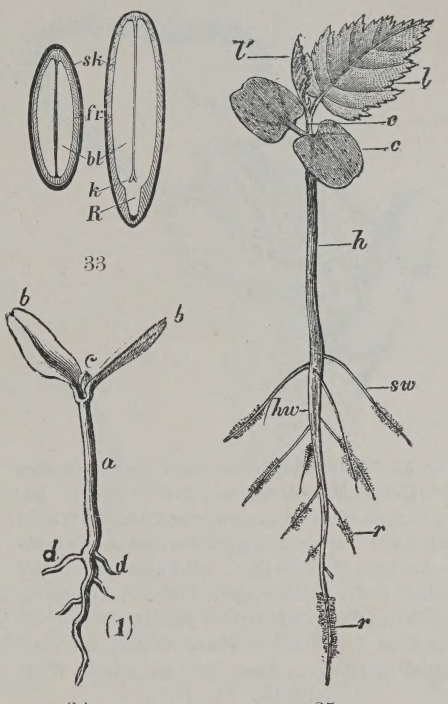


Fig. 33. Flachssamen im Quer- und Längsschnitt. *sk* Samenschale; *fr* Sameneiweiss; *R* Wurzel; *k* Keimknospe; *bl* Keimblätter. (E. Warming.) — Fig. 34. Keimpflanze des Flachses ($^1/_1$). Die Keimwurzel hat mit der Verzweigung begonnen *(d)*. (Schleiden.) — Fig. 35. Keimpflanze der Hainbuche (*Carpinus Betulus*). *h* das hypokotyle Glied; *c* die Kotyledonen (Keimblätter); *o* die epikotyle Sprossachse, welche die beiden Laubblätter *l*—*l'* trägt; *hw* Hauptwurzel; *sw* Seitenwurzeln; *r* Wurzelhaare. (Lehrb. Strasburger usw.)

Bei der Wurzelverzweigung entspringen die jungen Wurzeln an den Seiten der Mutterwurzel in einigem Abstand von deren Spitze und zwar vorzugsweise in aufsteigender (akropetaler) Folge, d. h. sie sind um so

jünger, je mehr sie sich der Wurzelspitze nähern (Fig. 35, 38). Aus anatomischen Gründen kommen die Seitenwurzeln in Längsreihen zu stehen; ist die Verzweigung aber eine geringe, so wird diese Anordnung verwischt und undeutlich (wie bei den meisten Wurzeln). Die Zahl der Reihen ist bei den Dikotylen meist für die betreffende Art konstant und beträgt selten mehr als 2—4 (z. B. 2 bei Beta, 3 bei der Erbse, 4 bei der Bohne; 5, 6 und mehr Reihen sind selten).

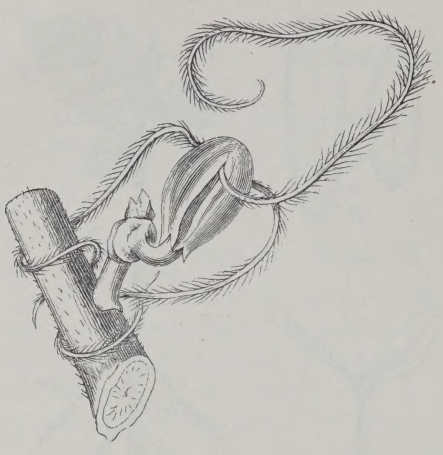


Fig. 36. Keimende Frucht einer schmarotzenden Santalacee *(Myzodendron)* (schwach vergr.). Das hypokotyle Glied ist ausgewachsen, und die Wurzel heftet sich mit einer Saugscheibe fest an die senkrechte Seite eines Zweiges. Die Frucht selbst wird mittels dreier federförmiger, klebriger Borsten an der Wirtspflanze befestigt, in ähnlicher Weise, wie der Same der Mistel *(Viscum album)* mit einer schleimigklebrigen Masse sich an seinem Wirte festheftet. (Hooker.)

Jede Seitenwurzel und jede Adventivwurzel wird im Innern des betreffenden Pflanzenteiles angelegt und muss sich ihren Weg durch die aussen liegenden Gewebe (Fig. 38) bahnen; sie entsteht endogen.

In einigen wenigen Fällen entstehen Wurzeln exogen, d. h. an der Oberfläche der Sprossachse, z. B. bei Cardamine pratensis und Neottia.

19. Adventivwurzeln. Ausser der Hauptwurzel mit ihren Verzweigungen verschiedener Ordnung kann eine Pflanze eine Menge anderer Wurzeln besitzen, welche aus Stammteilen (seltener aus Blättern) entspringen; alle diese Wurzeln nennen wir Adventivwurzeln (Fig. 37, 39). Die Faserwurzel der Gerste (Fig. 37) besteht ganz aus Adventivwurzeln mit Ausnahme einer einzigen, der Hauptwurzel. Wenn auch die Adventivwurzeln bei den Monokotylen ganz besonders verbreitet sind, so gibt es doch viele Dikotylen, welche ihnen hierin nicht nachstehen (Fig. 40).

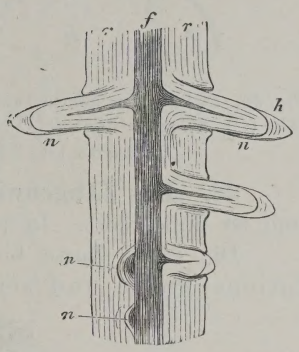
Adventivwurzeln, welche an langen gestreckten Stammteilen (Wurzelstöcken, Ausläufern u. dergl.) auftreten, brechen besonders an den Knoten hervor, wo sie manchmal in bestimmter Anzahl und ziemlich konstanten Stellungsverhältnissen erscheinen (aus Ursachen inneren Baues). Der biologische Grund hierzu liegt wohl in der Notwendigkeit der Nahrungszufuhr zu den achselständigen Knospen und weiter in der ungeschlechtlichen Vermehrung der Pflanze. —

Fig. 39 erläutert verschiedene Beispiele für Stellungsverhältnisse; bei einer Reihe von Pflanzen stehen die Adventivwurzeln hauptsächlich in der Blattachsel um die Achselknospen herum, z. B. Cardamine amara (Fig. 39 *E*), Pyrola, Dentaria bulbifera, Sedum album, Campanula-Arten u. a. Hierher gehören auch die Ausläufer der Kartoffeln (*D*), während die Knollen selbst stets wurzelfrei sind. Bei Zostera marina stehen die Wurzeln in zwei Büscheln unter dem Blattgrunde (Fig. 110). — An mehrjährigen Rhizomen sitzen die Wurzeln unregelmässiger verteilt an den Knoten (Fig. 119) und ringsum an den Seiten der Internodien. Die Stammteile

gewisser Farne und Vellosia-Arten sind mit einer Masse von Wurzeln so dicht bedeckt, dass vom Stamme selbst nichts zu sehen ist.

Die Adventivwurzeln haben eine ausserordentlich grosse Bedeutung für die vegetative Vermehrung der Gefässpflanzen. Setzt man abgeschnittene Zweige als Stecklinge ein, so hängt ihr Weiterkommen davon ab, ob sie

37



38

Fig. 37. Keimpflanze der Gerste *(Hordeum)*. — Fig. 38. Längsschnitt durch die Wurzel der Pferdebohne *(Faba vulgaris)*; die jüngsten Verzweigungen haben die Rinde (*r*) noch nicht durchbrochen. *f* Zentralzylinder der Wurzel; *h* Wurzelhaube. (Prantl.)

imstande sind, Adventivwurzeln zu bilden; gewöhnlich entstehen diese aus einem an der Schnittfläche neugebildeten Gewebe (Callus). Auch fleischige Blätter können als Stecklinge Adventivwurzeln entwickeln.

Auch für die Lebensdauer der einzelnen Individuen haben die Adventivwurzeln hervorragende Bedeutung. Eine Pflanze, wie eine Buche, Eiche oder andere baumartige oder krautige Art, welche nur mit einer Hauptwurzel ausgestattet ist, hat eine gewisse längere oder kürzere, aber immer begrenzte und für jede Art einigermassen bestimmte Lebenszeit. Eine Pflanze, deren Stammteile imstande sind Adventivwurzeln auszusenden, kann theoretisch genommen unter beständiger Verjüngung unbegrenzte Zeit fortleben.

20. Die Gestalt der Wurzel. Die Wurzel ist gemeinhin ein stielrunder Körper von radiärem Bau, d. h. um eine Mittelachse sind alle Teile allseitig gleichmässig angeordnet. Es gibt einige wenige Wurzeln von dorsiventralem Bau, welche deutlich Ober- und Unterseite unterscheiden lassen; sie finden sich bei Pflanzen, welche ihre Wurzeln dicht an die Unterlage anschmiegen, wie dies bei gewissen auf anderen Pflanzen (epiphytisch) oder auf Felsen wachsenden Orchideen, Araceen usw. oder bei den in Wasserfällen lebenden Podostemaceen (Fig. 44) der Fall ist.

21. An der Wurzel entstehen niemals Blätter, und das Merkmal, welches am sichersten Wurzeln von in der Erde wachsenden farblosen und dünnen Stammteilen unterscheiden lässt, ist eben, dass diese letzteren stets Blätter oder Blattnarben aufweisen.

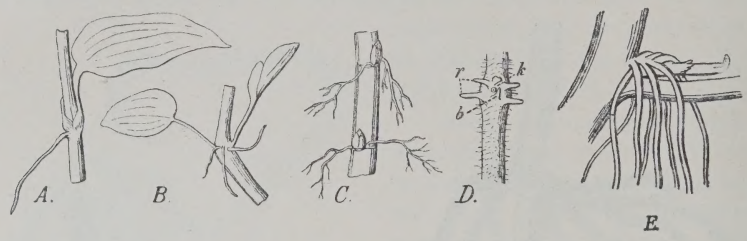


Fig. 39. Stellung der Adventivwurzeln bei *Commelina* (*A*), *Mimulus luteus* (*B*), *Spiraea sorbifolia* (*C*), *Solanum nigrum* (*D*; *b* ist das Blatt, *k* die Knospe, *r*—*r* Adventivwurzeln), *Cardamine amara* (*E*). (*A*—*C* nach Clos; *D* und *E*. E. Warming.)

22. Das Längenwachstum der Wurzel findet an der Spitze statt und ist unbegrenzt. In jeder Wurzel können wir vier Zonen unterscheiden.

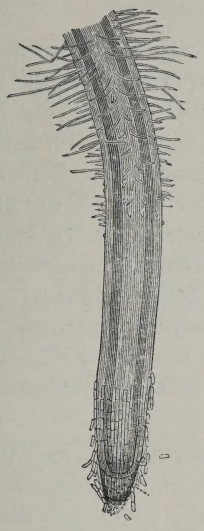
Die erste Zone bildet die Wurzelspitze selbst mit dem Vegetationspunkte und seiner Wurzelhaube. Diese letztere erscheint in

Fig. 40. Eine Erdbeerpflanze *(Fragaria)* mit Ausläufern. (Baillon.)

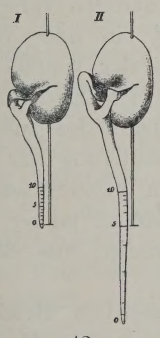
Form eines fingerhut- oder hutförmigen, an seiner Oberfläche oft schleimigen Körpers, der an der Spitze am dicksten ist (Fig. 41); das Wachstum geschieht von innen heraus, während die äusseren Teile sich nach und nach einzeln oder in Lagen von einander trennen und zugrunde gehen (s. Fig. 41). Die Wurzelhaube dient zum Schutze des Vegetationspunktes; nur bestimmte Schmarotzer, deren Wurzeln im Körper anderer Pflanzen leben, besitzen keine Wurzelhaube. Einige Wasserpflanzen wie Hydrocharis und Azolla werfen sie frühzeitig ab. Diese erste Zone ist nur von sehr geringer Ausdehnung, und wiewohl gerade hier neue Zellen gebildet werden, ist doch ihr Wachstum ein langsames.

Die zweite Zone liegt gewöhnlich gleich hinter der Spitze und besitzt eine grössere Ausdehnung (von ca. 2—10 mm). Diese Zone ist der Sitz des lebhaftesten Längenwachstums. Von dieser Tatsache kann man sich leicht dadurch überzeugen, dass man Striche mit Tusche in gleichen

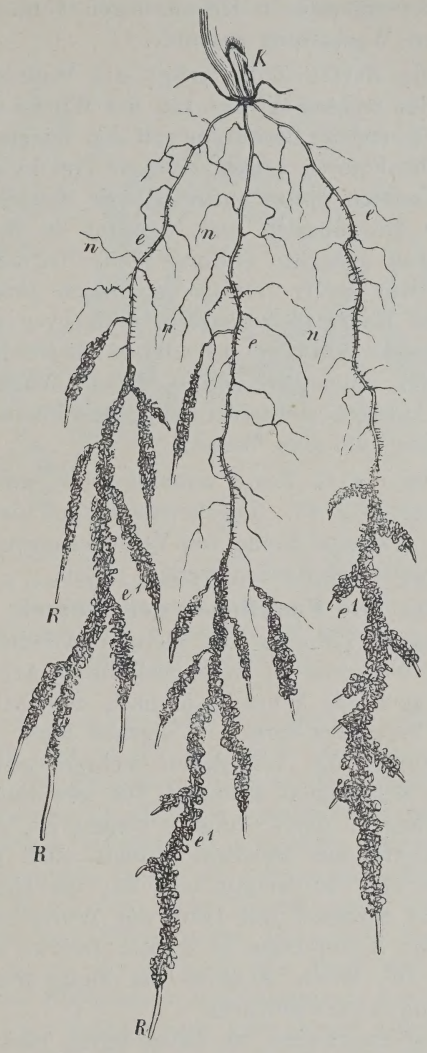
Abständen, z. B. 1 mm (Fig. 42) auf der Wurzel anbringt und sie von Zeit zu Zeit beobachtet; die Abstände werden an den Stellen grösser werden, wo



41



42



43

Fig. 41. Wurzelspitze des Weizens. — Fig. 42. Keimende Bohne. (Sachs.) — Fig. 43. Wurzel einer Weizenpflanze. In der Figur sind die nackten Wurzelenden (erste und zweite Zone) mit *R*, die Wurzelhaarzone mit den reichlich anhaftenden Erdpartikelchen mit e^1 bezeichnet, während alle mit *n* und *e* bezeichneten Teile ihre Wurzelhaare verloren haben und nicht mehr imstande sind, Wasser aufzunehmen. (Sachs.)

Wachstum stattgefunden hat, und zwar um so grösser, je lebhafter dasselbe war. In Fig. 42 ist *II* 22 Stunden älter als *I*. Von den markierten Abschnitten hat sich der dritte von der Spitze an gerechnet am meisten ver-

längert; nach beiden Seiten hin ist das Wachstum geringer gewesen und in den Teilen 7—10 hat es vollkommen stillgestanden. Die durch Schwerkraft hervorgerufenen Krümmungen kommen hauptsächlich in dieser Zone stärksten Wachstums zustande.

Die dritte Zone trägt die Wurzelhaare; wir verstehen darunter kurze, im rechten Winkel von der Wurzel abstehende, dicht gestellte Haare, welche in engster Berührung mit den feinsten Erdteilchen stehen (Fig. 35, 37, 43). Die Figuren zeigen, dass sie erst in einigem Abstand (1—3 mm) von der äussersten Spitze auftreten; sie entstehen in aufsteigender Reihenfolge, so dass die jüngsten und kleinsten in der Nähe der Spitze, die ältesten weiter von derselben entfernt sind. In dieser Zone, welche kein Längenwachstum mehr besitzt und auch nicht in die Länge wachsen könnte, ohne die Haare zu zerreissen, findet vor allem die Nahrungsaufnahme statt, welche durch die bedeutende Oberflächenvergrösserung durch die Haare wesentlich unterstützt wird. Manche Wasserpflanzen besitzen keine Wurzelhaare; indessen steht hier der ganze Pflanzenkörper selbst in unmittelbarer Berührung mit dem Wasser.

Die vierte Zone umfasst alles, was hinter der Region der Wurzelhaare liegt (Fig. 43); diese letzteren sind hier abgestorben und verschwunden, und es sind eine Reihe von Veränderungen eingetreten, welche in der Anatomie näher besprochen werden sollen.

23. Die Funktionen der Wurzel. Jede Wurzel ist ein Werkzeug, ein „Organ“ für eine oder mehrere Arbeiten im Pflanzenleben, und ebenso wie ein Werkzeug zu einer bestimmten Arbeit eingerichtet sein muss, so erhalten auch die Wurzeln je nach den Arbeiten, welche sie zu verrichten haben, besondere Form und eigenen Bau. Man stellt darnach verschiedene Wurzeltypen auf, von denen mehrere gleichzeitig bei ein und derselben Pflanze sich finden können. Die gewöhnlichste Form der Wurzel ist die Saugwurzel, deren Aufgabe erstens ist, die Pflanze im Erdboden zu verankern, aus welchem Grunde auch die Keimwurzel der zuerst entwickelte Teil der Keimpflanze ist; die eigentliche Befestigung der Wurzel geschieht zunächst mit Hilfe der Wurzelhaare, und in bestimmten Fällen bildet die Keimpflanze zu diesem Zwecke sofort eine Menge langer Wurzelhaare. Die zweite Aufgabe der Saugwurzel besteht darin, aus der Erde Nahrung aufzunehmen.

Die Saugwurzel ist fadenförmig, stielrund und ziemlich gleichmässig dick; nur gegen die Spitze zu wird sie allmählich dünner (Fig. 35, 37, 43). Sie ist oft reich verzweigt, doch besitzt eine Wurzel selten Zweige von höherer als der dritten und vierten Ordnung. Die Zweige sind gewöhnlich ausgesprochen dünner als die Mutterwurzel. Mit ihrer Form und der (in § 18 beschriebenen) Verzweigungsart sind diese Wurzeln vortrefflich dazu geeignet, die Erde nach Nahrung zu durchsuchen. Anzahl und Länge der Saugwurzeln einer Pflanze kann so bedeutend sein, dass alle Wurzeln zusammengenommen eine Länge von 25 Kilometern ausmachen (bei Cucurbita, nach Clarke). Da die Wurzel unter der Erdoberfläche wächst, ist sie meist farblos, jeden-

falls nicht grün; nur in freiwachsenden Wurzeln kann Chlorophyll vorkommen, und zwar in bestimmten Fällen, nämlich bei Wasserpflanzen und den Luftwurzeln von Epiphyten; solche Wurzeln können Chlorophyll in so reichem Masse enthalten, dass man von Assimilationswurzeln sprechen kann, z. B. bei den Podostemaceen (tropischen Wasserpflanzen, welche in stark strömendem Wasser leben). Bei einigen von diesen wird die Wurzel ganz blattartig und grün, erinnert auch in der Form an ein Blatt und fungiert als solches; die Wurzelhaube wird ganz oder teilweise abgeworfen (Fig. 44).

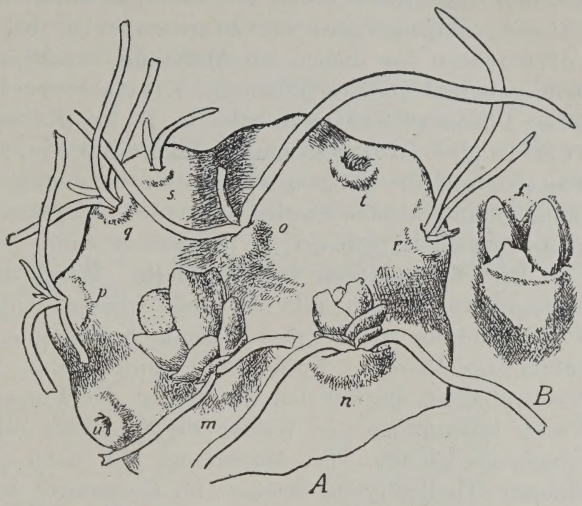


Fig. 44. Eine Podostomacee. *A* ein Stück von einer (blattartigen) Wurzel mit (endogenen) Sprossen, deren Blätter mit Ausnahme der unter den Blüten sitzenden (siehe *m* und *n*) lineal sind. *B* ein hervorbrechender Wurzelspross mit seinen zwei ersten Blättern (*f*). (Warming.)

Zur Befestigung der Pflanze in der Erde dient auch die Verkürzung der Wurzel, welche bei vielen Pflanzen vorkommt.

Wurzelverkürzung. Viele aus Samen erwachsene Pflanzen erscheinen in einem gewissen Alter tiefer in den Boden eingesenkt als wie sie als Keimpflanzen waren. Es ist eine alte Erfahrung, dass der Hauptspross bei vielen zwei- und mehrjährigen Pflanzen in die Erde hinabgezogen wird, so dass nicht bloss das hypokotyle Glied, sondern auch kleinere und grössere Teile des über den Kotyledonen liegenden (epikotylen) Sprosses in die Erde zu liegen kommen. Diese Erscheinung hat ihren Grund darin, dass die Wurzeln sich nachträglich, in gewissen Fällen sogar bis auf $^3/_4$ ihrer ursprünglichen Länge, verkürzen, und da die Wurzelenden durch die Eigenschaft der Wurzelhaare, sich an die Erdteilchen anzuklammern, fest in der Erde verankert sind, so müssen notwendigerweise die oberen Teile nach unten gezogen werden. Viele Knollen, Zwiebeln und senkrecht stehende Wurzelstöcke bleiben auf diese Weise in einer gewissen Tiefe in der Erde, während sie sonst durch ihr eigenes Wachstum über die Erdoberfläche hinauskommen würden. Diese kontraktilen Wurzeln bilden eine eigene Form der Saugwurzeln; sie besitzen kein mechanisches Gewebe und enthalten keine Reservestoffe. Bei diesen Vorgängen spielen jedoch auch andere Faktoren, besonders Regenwürmer, oft eine Rolle, indem diese die Pflanzen gewissermassen „behäufeln" (P. E. Müller), und wenn manche wagerecht wachsende Wurzelstöcke in die Erde eindringen und hier immer in unge-

fähr derselben Tiefe gefunden werden, so liegen hier gewiss andere, verwickeltere Verhältnisse zugrunde.

Die Wurzel kann in Form und innerem Bau auch anderen spezielleren Arbeiten angepasst werden als die Saugwurzel und erhält darnach verschiedene Benennungen, wie Atemwurzeln (bei gewissen Sumpfpflanzen), Luftwurzeln (sie dienen zur Aufnahme von Wasser etc. bei epiphytischen Orchideen und anderen Pflanzen), Kletterwurzeln (beim Epheu und ähnlichen Pflanzen), Stützwurzeln (z. B. bei Rhizophora, Pandanus), Dornwurzeln (d. s. zu Dornen umgewandelte Wurzeln, z. B. bei manchen Palmen), Haustorien (die Saugwurzeln einiger Schmarotzer) und endlich die recht häufig vorkommenden Speicherwurzeln. Einige dieser Wurzelarten werden an anderer Stelle genauer zu besprechen sein.

24. Vorkommen von Wurzeln. Wir kennen Wurzeln nur bei den Gefässpflanzen; doch gibt es unter diesen einige Humusbewohner und Wasserpflanzen, welche ihre Wurzeln vollkommen eingebüsst haben (Utricularia, Coralliorhiza, Epipogon, Ceratophyllum, Salvinia u. a.). Für die Wasserpflanzen erklärt sich der Verlust der Wurzeln damit, dass sie frei im Wasser schwimmen und Wasser wie Nährstoffe mit der ganzen Körperfläche aufnehmen können. Die Moose und alle tiefer stehenden Pflanzen (Lagerpflanzen, Thallophyten) besitzen im Gegensatze zu den oben besprochenen keine echten Wurzeln; als solche fungieren hier verzweigte dünne Fäden, welche nach allen Richtungen hin den Boden durchziehen, der Pflanze Nahrung zuführen (z. B. die Rhizoïden Fig. 8 u. 9 und das Mycel Fig. 10) und den ganzen Organismus im Boden befestigen (Anheftungsorgane Fig. 19 und 24).

Kap. 7. Der Spross.

25. Wir haben oben (S. 15 ff.) gesehen, wie das Lager (Thallus) sowohl bei den höheren Algen wie bei den höheren Moosen sich in Achse (Stengel) mit Spitzenwachstum und an dieser stehende Seitenteile, deren Wachstum frühzeitig aufhört (Blätter), differenziert. Eine Sprossachse (Stamm) mit seinen Blättern heisst Spross; derselbe geht direkt aus einem Vegetationspunkte hervor. Sprossachse und Blatt gehören so eng zusammen, dass eines ohne das andere nicht denkbar ist.

Zwischen Wurzel und Spross besteht also der einschneidende Unterschied, dass die Wurzel niemals Blätter besitzt, während der Spross immer Blätter trägt oder getragen hat, wenn er äusserlich noch so sehr einer Wurzel gleicht.

26. Das Längenwachstum des Sprosses. Ein wachsender Spross endigt mit einer kegel- oder kuppelförmigen, nackten Spitze (Fig. 45); unterhalb dieser entstehen die Blätter, welche um so älter sind, je weiter sie von der Spitze entfernt stehen. Dieser Scheitel des Sprosses wird gewöhnlich als der (natürlich nicht scharf abgegrenzte) Vegetationspunkt des Sprosses bezeichnet. Die Regel, dass Blätter in aufsteigender (akropetaler) Reihenfolge entstehen, kann durchbrochen werden, wenn das Wachstum des Sprosses abgeschlossen wird, z. B. in Blüten.

Die Blätter entstehen an der Oberfläche des Sprosses (exogen) und haben in ganz jungen Stadien die Form kleiner Warzen oder Höcker. Sie wachsen anfangs stärker als der Spross, und da gleichzeitig ihr Wachstum auf der Aussenseite lebhafter ist als auf der Innenseite, so legen sich die jüngsten Blätter über die Sprossspitze, bedecken dieselbe (Fig. 45) und schützen sie hauptsächlich gegen Vertrocknen.

Der Sprossscheitel mit den noch nicht vollkommen entwickelten Blättern heisst Knospe. Diese ist in der Regel nach unten hin nicht scharf abgegrenzt, da die noch in Knospenlage befindlichen Blätter ganz allmählich in die vollentwickelten übergehen. Bei einer Reihe von Winterknospen finden wir dagegen eine ziemlich scharfe Abgrenzung. — Die Bezeichnung „Knospe" wird übrigens auch für die eben entstehende, noch blattlose Sprossspitze gebraucht (siehe *k* in Fig. 45). Gleichbedeutend mit „Knospe" ist der in der Gärtnerei gebräuchliche Ausdruck „Auge".

Das Längenwachstum des Sprosses wird normalerweise nur abgeschlossen („begrenzt") 1. durch die Bildung einer Blüte oder eines Blütenstandes (bei Moosen von Fortpflanzungsorganen), 2. in seteneren Fällen durch Dornbildung, 3. durch Bildung von Cladodien (siehe § 63), 4. Auftreten von anderen Kurztrieben (z. B. bei der Kiefer) und endlich 5. durch Absterben der Gipfelknospen, wie dies bei manchen Bäumen regelmässig geschieht (Ulme, Linde, Weide u. a. Fig. 104). Die Spitze mancher Sprosse dagegen bleibt während des ganzen Lebens der Pflanze in Tätigkeit, auch wenn dasselbe Jahrhunderte überdauert (Fichte und andere Gymnospermen, Palmen usw.).

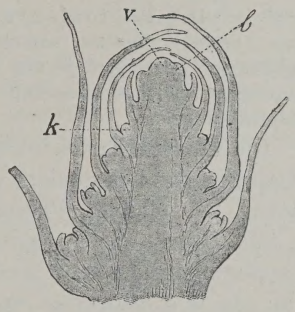


Fig. 45. Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges. *v* Sprossspitze; *b* das jüngste Blatt; bei *k* die jüngste Achselknospe. Vergr. (Lehrb. Strasburger usw.)

Endständige Blätter kommen teils bei monokotylen Keimen vor, deren Vegetationspunkt noch nicht in Wirksamkeit getreten und daher zur Seite gedrängt ist, während das Keimblatt in der Verlängerung der Sprossachse liegt, teils in Blüten bei Abschluss der Entwickelung; so kann in männlichen Blüten ein Staubblatt (z. B. bei Euphorbia) oder eine Staubblattsäule (z. B. Cyclanthera), in weiblichen und Zwitterblüten ein Fruchtblatt die äusserste Spitze der Achse einnehmen.

27. Stengelglieder oder Internodien. Anfangs stehen die Blätter in der Knospe so dicht beisammen, dass zwischen ihnen meist gar keine freien Stengelteile bleiben (Fig. 45); bald aber rücken sie mit eintretendem Längenwachstum des Sprosses auseinander, und zwischen den Blättern erscheint nun der Spross als Achse, welche durch die Blätter eine Gliederung in Internodien (Stengel- oder Stammglieder) erfährt.

Ebenso wie in der Wurzel liegt die Region des stärksten Längenwachstums nicht in der Spitze selbst, sondern etwas unterhalb derselben, und kann sich über mehrere Internodien erstrecken. Der Beweis dafür wird ebenso wie bei der Wurzel durch Bezeichnung regelmässiger Abstände mit

Tusche geführt. Auch hier ist das Längenwachstum in der Regel auf ein kurzes Stück des Sprosses beschränkt, das indessen doch etwas länger ist als bei der Wurzel; bei einigen Pflanzen, z. B. beim Kürbis, ist dieses Stück viele Centimeter lang.

In einigen Fällen schliesst das Wachstum in der Spitze der Sprossachse früher ab als im unteren Teile derselben, so z. B. bei den blütentragenden Sprossen der Zwiebelpflanzen, und in anderen Fällen wachsen die einzelnen Internodien in ihrem unteren Teile noch lange fort, wenn der obere Teil bereits ausgewachsen ist (intercalares Wachstum), wie bei den Gräsern. Solche jungen Stammglieder werden dann durch Blattscheiden oder durch den Blattgrund älterer Blätter beschützt und gefestigt (Fig. 64, Seite 41).

Der Teil des Sprosses, an welchem ein oder mehrere Blätter befestigt sind, heisst Knoten (Nodus). Jedes einzelne Blatt oder jeder Blattkreis wird mit dem darunter stehenden Internodium zu einer Einheit zusammengefasst. — Die Phytonlehre. Eine ältere Theorie, welche auch jetzt noch einige wenige Anhänger besitzt, nimmt an, dass ein Spross aus vielen Einheiten (Phyta) aufgebaut sei, bestehend je aus einem Blatt und dem darunter stehenden Abschnitte des Sprosses, welcher innerlich bestimmt wird durch die später zu besprechenden Blattspurstränge.

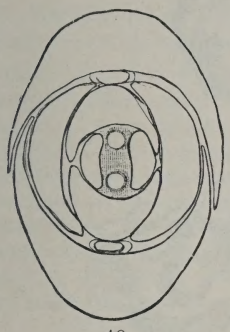
Die äussere Erscheinung des Sprosses und der ganzen Pflanze erhält ihr Gepräge ganz besonders durch die Länge der Internodien; während diese letzteren bei einigen Pflanzen sehr kurz bleiben (z. B. beim Hauswurz [Fig. 52], Lauch, vielen Farnen und Palmen sowie in allen Blüten), sind sie bei anderen wieder sehr langgestreckt. Kurze und lange Internodien treten oft an ein und demselben Sprosse auf, z. B. beim Wegerich (Plantago major). Hier sind die Internodien der Hauptsprossachse ganz kurz, so dass die Blätter eine Rosette bilden; die Seitensprossachsen (Blütenstände) bilden erst ein sehr langes Internodium, während die Internodien oben zwischen den Blüten ganz kurz sind. Ähnliches finden wir bei Laucharten, bei der Tulpe, der Hyacinthe u. a.

28. Blattstellung am radiären Spross. Dadurch dass die Blätter, eines über dem andern, an der Oberfläche der Sprossspitze so eng zusammengedrängt entstehen, dass sie einander berühren, ordnen sie sich in ganz bestimmte Stellungsverhältnisse, welche unter anderem von der Grösse der Sprossspitze und von der Grösse der Blätter in der ersten Zeit ihrer Entwickelung abhängig sind. Als Regel kann man annehmen, dass ein Blatt sich da entwickeln wird, wo am Grunde des Vegetationspunktes am besten Platz für dasselbe ist. Der verfügbare Raum wird in der zweckmässigsten Weise ausgenützt, und es ergeben sich daraus bestimmte geometrische Verhältnisse.

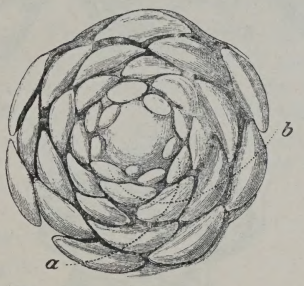
Auch bei den Thallophyten lassen sich typische Stellungsverhältnisse der Seitenteile nachweisen; da aber diese Erscheinungen bei den höheren Pflanzen ganz besonders auffällig sind und auch am eingehendsten und frühsten an den Blättern untersucht wurden, so hat dieser ganze Wissenschaftszweig den einseitigen Namen Blattstellungslehre (Phyllotaxis) erhalten.

Die häufigsten Stellungsverhältnisse an mehr oder weniger senkrecht wachsenden (orthotropen) und radiär gebauten Sprossachsen sind folgende:

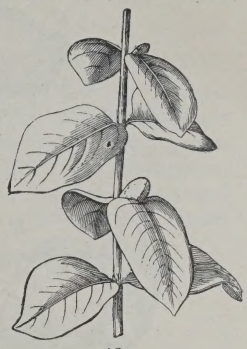
A. Mehrere Blätter auf gleicher Höhe der Sprossachse (quirlständige Blätter). Sie entstehen in der Regel gleichzeitig (Fig. 46; *k* und *st* in 49) und sind jeweils von einander durch gleich grosse (horizontale)



46



47



48

Fig. 46 und 47 zeigen zwei Sprossspitzen von oben gesehen, die eine *(Evonymus)* mit gegenständigen, die andere (Weisstanne) mit spiralig gestellten Blättern. Die Figuren lassen erkennen, wie die neu hinzukommenden Blätter sich in die grössten Zwischenräume zwischen den älteren Blättern stellen. (Lehrb. Strasburger usw.) — Fig. 48. Spross mit gegenständigen Blättern. (Wossidlo.)

Abstände getrennt (Divergenz)[1]). Handelt es sich nur um zwei Blätter, die sich an der Sprossachse auf gleicher Höhe gerade gegenüberstehen, so bezeichnet man sie als gegenständig, z. B. in Fig. 46 (hier beträgt der Divergenzwinkel 180° oder $^1/_2$ des Stengelumfanges); bei mehrgliedrigen Quirlen stehen 3, 4, 5 . . . . . Blätter auf gleicher Höhe der Hauptachse, und der horizontale Abstand (Divergenz) zwischen zwei benachbarten Blättern ist dann jeweils $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_5$ des Stengelumfanges. Die Anzahl der Längsreihen (Orthostichen)[2]), welche die Blätter an einer Achse bilden, ist fast immer doppelt so gross wie die Blattzahl eines Quirles, da in der Regel die Blätter zweier aufeinander folgender Quirle oder Blattpaare nicht senkrecht übereinander, sondern jeweils gerade über der Mitte der Abstände je zweier Blätter inseriert sind. So stehen zwei aufeinander folgende Blattpaare in der Knospenlage fast immer und oft auch später gekreuzt oder dekussiert, so dass hier im ganzen 4 Blattreihen vorhanden sind (Esche, Syringa, Ahorn, Enzian, Labiaten, Brennnessel u. a.); 3-gliedrige Quirle bilden 6 Längsreihen (Nerium), 5-gliedrige 10 usf. (Hippuris, Myriophyllum, Equi-

[1]) Legt man durch die Achse des Hauptsprosses und die Achse des Seitengliedes (des Blattes) eine Ebene, welche das Seitenglied symmetrisch teilt, so wird diese Mediane mit der Mediane eines genau über oder unter ihm stehenden Seitengliedes zusammenfallen, mit der Mediane eines an anderen Stellen inserierten Seitengliedes aber in der Achse des Hauptsprosses sich schneiden und einen Winkel bilden. Dieser Winkel heisst Divergenzwinkel. Die Divergenz wird in der Regel nicht nach Graden des Winkels, sondern in Bruchteilen des Umfanges des Hauptsprosses angegeben.

[2]) ὀρθός gerade; στίχος Reihe.

setum u. a.). Besonders schöne Beispiele für Quirlstellung treffen wir bei den Blüten. — Gegenständige Blätter entstehen nicht immer gleichzeitig und sind nicht immer gleich kräftig entwickelt; auch die von ihnen gestützten Sprosse sind oft von verschiedener Stärke, z. B. bei den Caryophyllaceen, Cuphea usw.

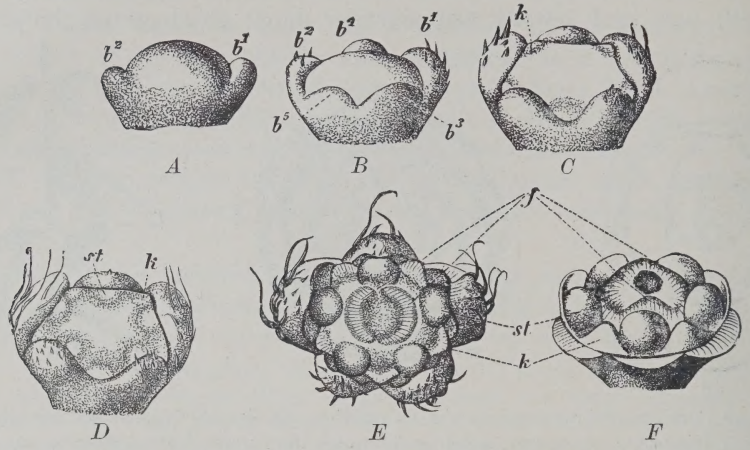


Fig. 49. Die Entstehung der Blüte bei *Borago*. Zuerst werden die fünf Kelchblätter (*b*), eines nach dem andern, angelegt (*A*, *B*), darnach kommen die fünf Kronblätter (*k*) gleichzeitig als niedere gleichgrosse Warzen zum Vorschein (*C*); dann erscheinen auf die gleiche Weise die Staubblätter (*st* in *D*) und endlich treten die beiden Fruchtblätter zu gleicher Zeit als zwei halbmondförmige Wülste (*f* in *E*) auf. *F* stellt eine höhere Entwickelungsstufe, nach Entfernung der Kelchblätter, dar. (Payer.)

B. Zerstreut oder spiralständig heissen Blätter, wenn sie einzeln oder in verschiedener Höhe an der Sprossachse angeheftet sind (Fig. 47, 49 *b*, 50). Auch in diesen Fällen herrscht Gesetzmässigkeit in den Winkelabständen je zweier aufeinander folgender Blätter, wenn man sich diese auf die gleiche Höhe an der Sprossachse gerückt denkt (die senkrechten Abstände sind sehr wechselnd); die Blätter bilden dann eine bestimmte Zahl von Längsreihen (Fig. 50, 51). Beträgt der Abstand zwischen zwei unmittelbar aufeinander folgenden Blättern $^1/_2$ der Stengelperipherie (180°), so resultieren daraus zwei Längsreihen und wir sprechen von zweizeiliger Stellung (Gräser, Ulme, Buche, Linde); beträgt er $^1/_3$ der Peripherie (120°), so erhalten wir 3 Längsreihen, und das vierte Blatt steht wieder gerade über dem ersten (Cyperaceae). Wir sprechen von $^2/_5$ Divergenz, wenn der Abstand von einem Blatte bis zum nächstfolgenden gleich $^2/_5$ des Stammumfanges ist (144°); die Blätter stehen

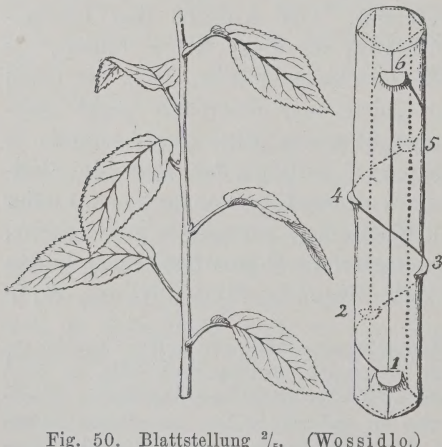


Fig. 50. Blattstellung $^2/_5$. (Wossidlo.)

dann in 5 Längsreihen, das sechste Blatt steht wieder senkrecht über dem ersten, z. B. Eiche, Kirschbaum usw. (Fig. 50). Bei $^3/_8$ Divergenz kommen 8 Längsreihen zustande und das neunte Blatt steht über dem ersten (Fig. 53) usf.

Die angeführten Divergenzen sind bei weitem die häufigsten; sie bilden die sogenannte Hauptreihe: $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$ usw., deren höchste Stellungen in Sprossachsen mit ganz kurzen Internodien sich finden (Fichtenzapfen Fig. 51, Sempervivum Fig. 52, Korb der Korbblüter u. a.). — Jeder dieser Brüche ergibt sich durch Addition von Zähler mit Zähler und Nenner mit Nenner in den beiden unmittelbar vorausgehenden. Die beiden ersten Divergenzen ($^1/_2$ und $^1/_3$) bilden die Grenzwerte, $^1/_2$ (180°) den höchsten und $^1/_3$ (120°) den niedrigsten; alle folgenden liegen zwischen diesen beiden, abwechselnd näher bei dem einen und bei dem andern ($^1/_2 > ^1/_3 < ^2/_5 > ^3/_8 < ^5/_{13} > ^8/_{21} \ldots\ldots$; sie nähern sich endlich einem Mittelwerte : 137° 30′ 28″). Es kommen übrigens auch andere Reihen vor, z. B. $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$ usf. oder $^1/_4$, $^1/_5$, $^2/_9$ usw. Bei gewissen Algen ist sogar nur eine Längsreihe von Seitenteilen vorhanden.

Wechselständige Seitenteile heissen spiralig gestellt, weil man sich sämtliche Seitenteile durch eine von unten nach oben, links oder rechts ansteigende schraubenförmige Linie, die Grundspirale verbunden denken kann (Fig. 50, 53)[1]. Der Zähler in den genannten Brüchen gibt die Anzahl der Umläufe an, welche die Spirale macht, um bei dem nächsten, genau über dem Ausgangsblatte stehenden Blatte anzukommen; der Nenner bezeichnet die Zahl der Blätter in jedem Cyclus (Teil der Spirale von einem Blatt bis zu dem senkrecht darüber stehenden). Steigen die Spiralen an zwei Sprossen in gleichem Sinne an, so nennt man sie gleichläufig (*homodrom*), im anderen Falle gegenläufig (*antidrom*; ὁμός gleich, ἀντί gegen, δρόμος der Lauf). Am gleichen Sprosse läuft die Spirale immer im gleichen Sinne; doch kann die Blattstellung selbst an einem Sprosse sich verändern, z. B. von $^2/_5$ in $^3/_8$ Stellung übergehen. Auch kann an verschiedenen Sprossachsen ein und derselben Pflanze verschiedene Blattstellung vorkommen, z. B. bei Castanea und dem Haselstrauch, bei denen die Blattstellung an den wagerechten Zweigen zweizeilig, an den aufrecht stehenden mehrzeilig ist.

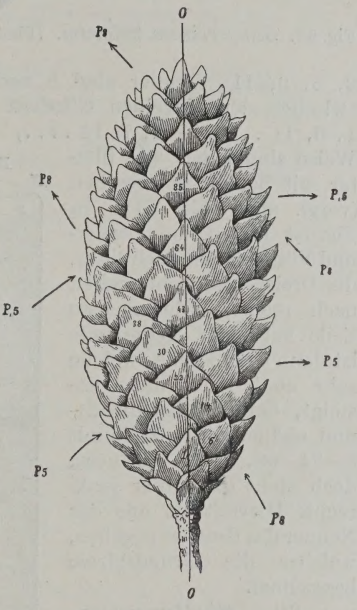


Fig. 51. Ein Zapfen der Fichte (ca. $^1/_2$). $P5$ und $P8$ geben die 5- und 8-Parastichen an; O—O ist eine Orthostiche. Geht man von Blatt 1 aus, so wird das nächste Glied der 5-Parastiche $1+5=6$ sein; geht man von 6 aus zum nächsten Gliede in der 8-Parastiche, so erhalten wir $6+8=14$; auf diese Weise sind alle Zapfenschuppen leicht zu numerieren. (Reinke.)

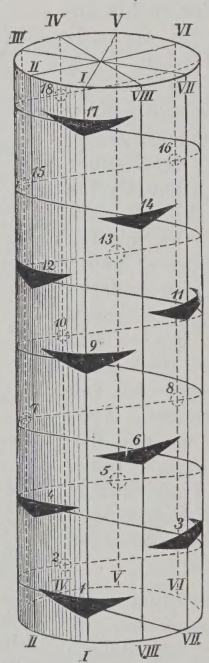
29. Nebenzeilen. Es ist manchmal recht schwierig, die Blattstellung an Sprossachsen mit kurzen Internodien und vielen dichtgestellten Blättern zu bestimmen, z. B. bei Korbblüten und

[1]) In der Botanik bezeichnet man die rechtsläufige Spirale der Physiker als linksläufig und umgekehrt. Verfolgen wir den Lauf einer Spirale von unten nach oben, so nennen wir eine Spirale, auf welcher wir uns beim Aufwärtssteigen ständig nach rechts wenden müssen, rechtsläufig; wir nennen sie linksläufig, wenn wir uns nach links wenden müssen. Ein gewöhnlicher Korkzieher, der in der Physik als rechtsläufig bezeichnet wird, ist also für den Botaniker linksläufig.

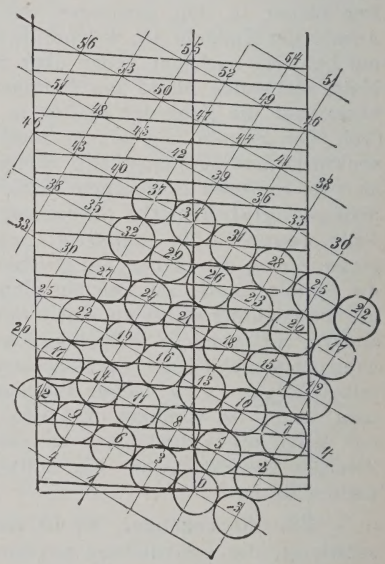
Fichtenzapfen (Fig. 51). Eine wesentliche indirekte Hilfe dazu geben uns die Nebenzeilen oder Schrägzeilen (*Parastichen*, von παρά neben, στίχος Reihe). Bei allen Stellungen (ausgenommen $^1/_2$) lassen sich nämlich auch andere regelmässige Spiralen konstruieren, welche steiler ansteigen als die alle aufeinander folgenden Blätter verbindende Grundspirale. Diese „Nebenzeilen" treten deutlicher hervor als die Grundspirale selbst; sie können rechtsläufig wie linksläufig sein. In Fig. 54 sind beispielsweise drei rechtsläufige Nebenzeilen durch Linien hervorgehoben; zwischen je zwei aufeinander folgenden Blättern besteht eine Differenz von 3 (die Blätter der einen Nebenzeile sind bezeichnet mit 0, 3, 6, 9 usf., die der zweiten mit 1, 4, 7, 10; die der dritten mit 2, 5, 8, 11). Ferner sind 5 nach links laufende Nebenzeilen mit der Differenz 5 zwischen den einzelnen Gliedern vorhanden (mit den Zahlen 0, 5, 10, 15 ...., — 1, 6, 11 ...., — 2, 7, 12 ...., — 3, 8, 13 ...., — 4, 9, 14 ......). Auf diese Weise sind leicht alle Blätter mit Zahlen zu versehen (vergl. auch Fig. 51). In Fig. 54 laufen die Zweier- und Fünferzeilen nach links, die Dreier- und Achterzeilen nach rechts. Die nächste Zeile nach der Achterzeile ist dann die 13-Zeile, welche sehr steil nach links ansteigt, darauf folgt die 21- und endlich die 34-Zeile mit 0—34—68, 1—35—69 usw., doch steht diese hier senkrecht. Hiermit ist uns der Nenner des Bruches gegeben, welcher die Grundspirale bezeichnet.

Fig. 52. *Sempervivum tectorum.* (Phot. E. Warming.)

30. Stellungsverhältnisse an dorsiventralen Sprossen. Die oben erörterten Quirl- und Spiralstellungen sind typisch für aufrechtstehende (orthotrope) Sprosse; diese letzteren sind gewöhnlich um die Längsachse nach allen Seiten ebenmässig ausgebildet, tragen ihre Seitenteile in gleichmässiger Verteilung und



53



54

Fig. 53. Blattstellung $^3/_8$. Die Blätter an der Vorderseite der Sprossachse sind mit schwarzen, dreieckigen Figuren, auf der Rückseite mit punktierten Kreisen bezeichnet. Die Zahlen 1, 2, 3 usw. bezeichnen die Blätter (in rechtsdrehender Spirale). I—I, II—II, ... VIII—VIII geben die 8 Längsreihen (Orthostichen) an. (Wossidlo.) — Fig. 54. $^{13}/_{34}$ Stellung. Die Cylinderfläche der Sprossachse ist in einer Ebene ausgebreitet. Die 3-Spirale und die 5-Spirale sind hervorgehoben. (Schwendener.)

erscheinen im Querschnitt strahlenförmig (radiär oder cyclisch) gebaut. Die Blätter stehen am Orte ihrer Anlage, ohne dass eine Drehung erfolgt. Im Gegensatz zu diesen radiären Sprossen stehen die dorsiventralen[1]), d. h. Sprosse, deren Seiten ungleich entwickelt sind, so dass man zwischen einer Ober- oder Rückenseite und einer anders gebauten, der Unterlage zugewandten Unter- oder Bauchseite unterscheiden kann. Die Verschiedenheiten zwischen den beiden Seiten geben sich nicht nur in der Stellung der Knospen und Blätter, sondern auch in Form, Farbe, innnerem Bau, Wurzelbildung usf. zu erkennen.

Die Sprossspitze einiger dorsiventraler Sprosse ist in eigenartiger Weise entwickelt; sie ist stark eingekrümmt oder sogar in Form eines Bischofsstabes eingerollt, so z. B. bei Azolla und Utricularia (Fig. 55). Der wagrecht liegende Trieb (von Göbel als Blatt aufgefasst) trägt auf jeder Seite eine Reihe von Blättern (55 *B*) und ist an seiner Spitze spiralig eingerollt; auf der konkaven Seite entstehen Knospen (*K*), auf der konvexen Seite Haare (*H*).

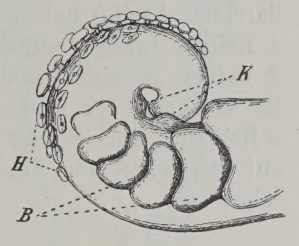


Fig. 55. Sprossende von *Utricularia vulgaris*. (Göbel.)

Dorsiventrale Organe sind fast immer plagiotrop[2]), d. h. sie stellen sich senkrecht oder schief zur Richtung der Schwerkraft; gleichzeitig aber stellen sie sich so, dass eine bestimmte Seite, die Oberseite, sich nach oben dem Lichte zuwendet. Dorsiventralität ist besonders häufig bei Sprossen, welche über die Erde hinkriechen, auf dem Wasser schwimmen (Salvinia, Azolla) oder an Felsen und Baumstämmen emporklettern (viele Lebermoose, viele Lianen), also in Fällen, wo die Beleuchtung eine einseitige ist, ebenso bei vielen schräg oder wagerecht in die Luft gestreckten Seitensprossen. Die Erscheinung der Dorsiventralität ist im ganzen Pflanzenreiche weit verbreitet, von den Algen an bis zu den höchsten Blütenpflanzen, wie die folgenden Beispiele zeigen.

Eine Lagerpflanze mit dorsiventralem Bau des „Sprosses" ist beispielsweise Caulerpa, deren wagerecht wachsende „Sprossachse" auf der Rückenseite eine Reihe „Blätter", auf der Bauchseite eine Reihe „Wurzeln" und auf den Flanken Zweige trägt (Fig. 9). Auch viele andere Algen sind dorsiventral entwickelt. Bei den Flechten besteht ein sehr ausgesprochener Gegensatz zwischen den dorsiventral gebauten, der Unterlage dicht angeschmiegten Arten, den Krusten- und Laubflechten (das Lager ist „krusten-" oder „blattförmig") und den Strauchflechten, deren Laub aufrecht wächst oder von Bäumen herabhängt. Alle Lebermoose sind dorsiventral, gleichgültig ob sie Thallophyten oder Cormophyten sind (Fig. auf Seite 17 und 18). Marchantia besitzt einen horizontalen, ungleichseitigen, laubartigen Spross mit Bauchblättern und Rhizoiden auf der Unterseite und eine weitgehende Verschiedenheit in der anatomischen Beschaffenheit der Ober- und Unter-

[1]) *dorsum* Rücken, *venter* Bauch.
[2]) πλάγιος quer, τρέπειν wenden.

seite, dabei aber einen aufrecht stehenden, radiär gebauten Fruchtspross; die blatttragenden Jungermannieen haben zwei Reihen Rückenblätter und eine Reihe kleinerer und anders geformter Bauchblätter (S. 18). Auch bei vielen kletternden oder kriechenden Farnen kommen dorsiventrale Sprosse vor, so z. B. Polypodium vulgare, bei dem die Blätter im Zickzack auf der Oberseite des horizontalen Wurzelstockes sitzen, während aus der Unterseite Wurzeln entspringen (Fig. 56), oder Lygodium, wo die Blätter fast in einer Reihe auf der Oberseite stehen. Alle Wasserfarne (Marsilia, Pilularia, Salvinia, Azolla) haben dorsiventrale Sprosse; Salvinia besitzt beispielsweise 4 Reihen breiter Schwimmblätter an der Oberseite (Fig. 57, b^2, b^3) und 2 Reihen faserig zerschlitzter Wasserblätter an der Unterseite (Fig. 57, b^1). Bei Selaginella sind die Sprossachsen dorsiventral; hier stehen nämlich 2 Reihen kleiner Blätter auf der Oberseite (Fig. 58, *r*) und 2 Reihen grösserer auf den Seiten (Fig. 58, *s*), ohne dass die 4 Reihen sich in rechten Winkeln schneiden.

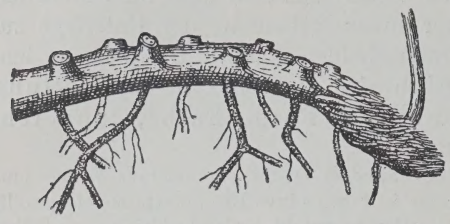
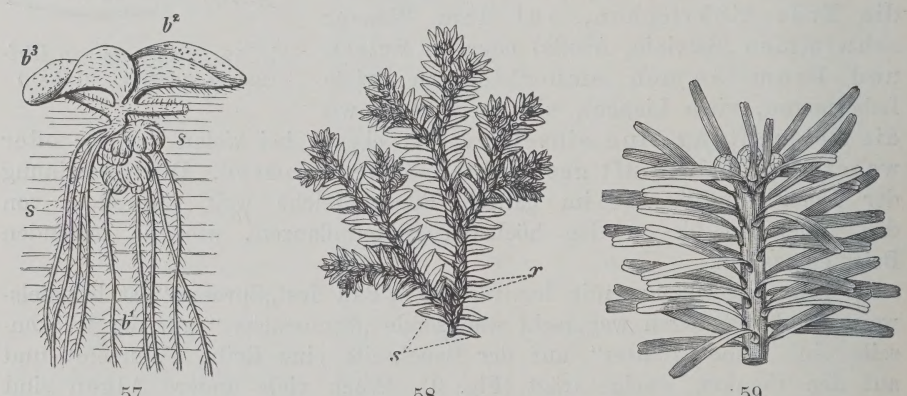


Fig. 56. Wurzelstock von *Polypodium vulgare*; an der Oberseite die Narben der in Zickzackreihe stehenden, hier abgeschnittenen Blätter.

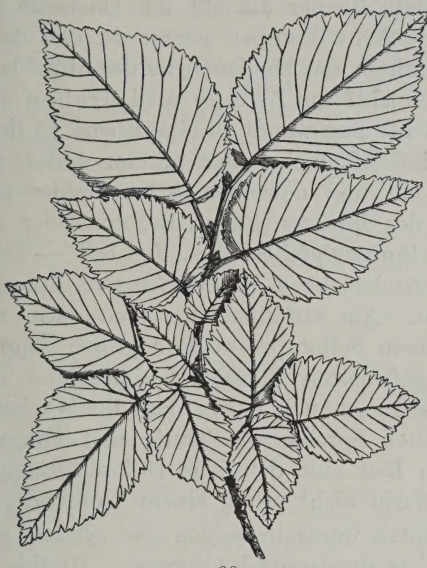


57 58 59

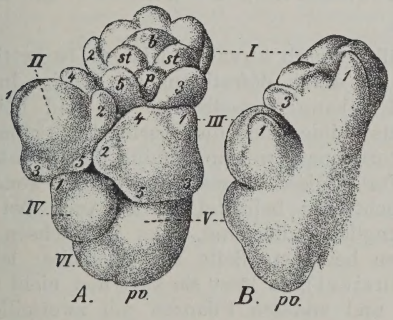
Fig. 57. Stück einer *Salvinia*. (Bischoff.) — Fig. 58. Zweig einer *Selaginella*. (E. Warming.) Fig. 59. Zweigstück der Weisstanne *(Abies pectinata)*. (Frank.)

Bei den Blütenpflanzen ist Dorsiventralität in vielen Fällen an (horizontal oder schief gestellten) Seitensprossen stark hervortretend. Pflanzen mit dichtgestellten Blättern (wie Heidekraut, Weisstanne, Fig. 59) bieten ähnliche Verhältnisse wie Selaginella mit den obenstehenden, seitenständigen und unteren Blättern; durch diese Anordnung werden auch die letzteren vom Lichte getroffen. So haben die Seitensprosse bei der Weisstanne und anderen Nadelbäumen (Fig. 59) auf der Oberseite kürzere, auf der Unterseite längere Nadeln, während die senkrecht wachsende Hauptsprossachse radiär gebaut ist und allseitig gleich grosse Nadeln führt. Ferner erleidet

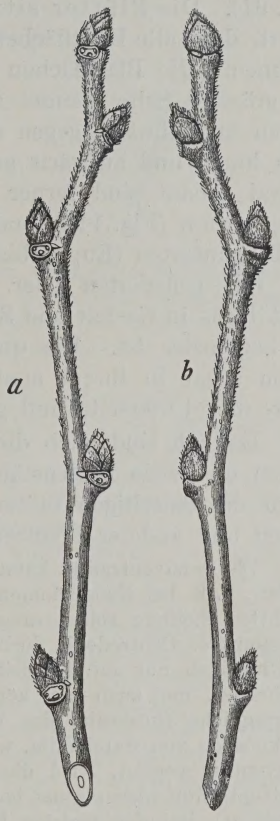
der Blattgrund am Seitenspross Drehungen in der Art, dass zuletzt die Blätter ungefähr in eine horizontale Ebene zu liegen kommen; die Seitenteile entspringen an den Seiten der Zweige, so dass das ganze Verzweigungssystem ausgesprochen flach wird. Ähnliche, wenn auch weniger ausgeprägte



60



62



61

Fig. 60. Ein Zweig von *Ulmus*. (A. Kerner.) — Fig. 61. Ein Ulmenzweig von der Oberseite (*b*) und von der Unterseite (*a*). (Fr. Schwartz.) — Fig. 62. Die Spitze eines in Entwickelung begriffenen Wickels von *Symphytum*, von oben (*A*) und von der Seite (*B*) gesehen. *pv* Vegetationspunkt. Die Blüten sind nach ihrem Alter mit *I—IV*, die Kelchblätter mit *1—5* bezeichnet. (E. Warming.)

Gegensätze zwischen Hauptachse und Seitenachsen finden sich bei den meisten Laubbäumen.

Viele Bäume haben nur plagiotrope und dorsiventrale Sprosse, obwohl sie einen orthotropen Hauptstamm und eine radiäre Krone besitzen, und obwohl sie als Keimpflanzen rein orthotrop waren (Ulme, Buche, Linde usw.).

Bei Laubhölzern mit zweizeiliger Blattstellung wie Ulme, Buche, Haselstrauch, Linde usw. sind die Seitentriebe gewöhnlich mehr oder minder wagerecht oder schräg gestellt; die beiden Blattreihen sitzen meist nicht gerade an den Seiten des Sprosses, die Divergenzwinkel zwischen den einzelnen Blättern sind auf der Unterseite kleiner als auf der Oberseite (ungefähr 90^0 bezw. 270^0), während die Achselknospen genau an den Seiten des Sprosses inseriert sind, also ausserhalb der Medianebene des Stützblattes (Fig. 61). Die Blätter sitzen oft schief am Zweige und drehen sich derart, dass alle Blattflächen dem Lichte zugewandt in eine Ebene zu liegen kommen. Die Blattflächen selbst sind oft mehr oder minder schief, und die grössere Seite wendet sich bei ein und derselben Art entweder nach aussen und abwärts gegen die Basis des Sprosses (Fagus, Begonia) oder aber nach innen und aufwärts gegen den Sprossgipfel (Ulmus, Fig. 60). — Dorsiventral gebaut sind ferner viele Wurzelstöcke z. B. bei Acorus, Butomus, Polygonatum (Fig. 114) und anderen. Am auffallendsten sind darin z. B. Phyllanthusarten (Euphorbiaceae), deren Seitensprossachsen grosse Ähnlichkeit mit gefiederten oder doppelt gefiederten Blättern besitzen und zwar nicht bloss in Gestalt und Stellung, sondern auch darin, dass ihr Wachstum ein begrenztes ist. Die quer gestellten Sprosse von Thuja und Thujopsis zeigen sogar in ihrem anatomischen Bau eine deutliche Differenzierung in Ober- und Unterseite und gleichen darin nicht wenig einem Laubblatte.

Endlich sind auch die sogenannten unregelmässigen oder zygomorphen Blüten und viele Blütenstände Beispiele dorsiventraler Sprosse. Hierhin gehören die einseitigen Blütenstände bei Viciaarten, die „Wickel" der Borragineen und anderer Pflanzen (Fig. 62).

Die Dorsiventralität kann in vielen Fällen durch äussere Eingriffe bestimmt werden, z. B. bei Nadelbäumen, bei denen sie durch Befestigung der Zweige in umgekehrter Stellung selbst umgekehrt werden kann; dasselbe ist der Fall bei der Melastomacee Centradenia floribunda. Ebenso bilden sich die Geschlechtsorgane und die Rhizoiden nur auf der Seite des Farnvorkeimes, welche zufällig dem Lichte zugekehrt ist, und auch hier können diese Verhältnisse umgekehrt werden, wenn die ursprüngliche Unterseite des Vorkeimes rechtzeitig belichtet wird. Auch bei den Brutknospen von Marchantia, welche ursprünglich radiär sind, beim Auswachsen aber dorsiventral werden, wird die am stärksten belichtete Seite zur Oberseite; ist die Dorsiventralität aber einmal bestimmt (induziert), so lässt sie sich hier nicht mehr umkehren. Bei den meisten Laubbäumen und anderen Pflanzen mit zweizeilig gestellten Blättern und ausgesprochen dorsiventralen Sprossen, wie bei Fagus, Ulmus (Fig. 60, 61), Begonia und bei Papilionaceen, wird die Dorsiventralität der Seitensprossachsen dagegen nicht von äusseren Faktoren, sondern ausschliesslich durch die Stellung des Sprosses zur Mutterachse bestimmt, und zwar wird die Seite, welche am jungen Sprosse nach einwärts der Mutterachse zugewandt ist, zur Oberseite; diese Dorsiventralität lässt sich durch Veränderung äusserer Einflüsse ebenfalls nicht umkehren. Am ganz jungen Hauptspross der hierher gehörigen Pflanzen tritt die Dorsiventralität erst nach der Keimung auf und lässt sich zu diesem Zeitpunkt durch äussere Faktoren bestimmen, durch das Licht z. B. bei Fagus und Begonia; in anderen Fällen ist die Dorsiventralität des ganzen jungen Hauptsprosses bereits im Samen festgelegt (Cicer). (Nach Kolderup Rosenvinge.)

Aufrecht stehende radiäre Sprossachsen kommen bei einigen Arten gemeinschaftlich mit quergestellten dorsiventralen vor. So ist die Hauptsprossachse bei

Callisia delicatula und anderen Commelinaceen aufrecht mit spiralig gestellten Blättern, während alle Seitensprossachsen ausgeprägt dorsiventral mit zweizeilig gestellten Blättern sind. Ähnliche Verhältnisse herrschen bei Castanea und der Euphorbiaceengattung Phyllanthus. Bei Hedera Helix und mehreren andern Wurzelkletterern sind die sterilen Sprosse der Stütze angeschmiegt und dorsiventral (Fig. 63 *A*, *B*), die Blüten tragenden dagegen aufrecht stehend und radiär gebaut (Fig. 63 *C*). Die sterilen Sprossachsen von Hedera tragen mehr oder weniger herzförmige und gelappte Blätter, die fertilen dagegen ganzrandige und ungefähr eiförmige Blätter.

Hyponastie und *Epinastie* sind Beispiele für den Ausdruck, welchen die Dorsiventralität im innern Bau der Pflanze gefunden hat. In plagiotropen Baumzweigen ist gelegentlich das Mark exzentrisch und liegt entweder näher an der Oberseite (Hyponastie) oder näher an der Unterseite (Epinastie); bei den Nadelbäumen ist die Hyponastie Regel.

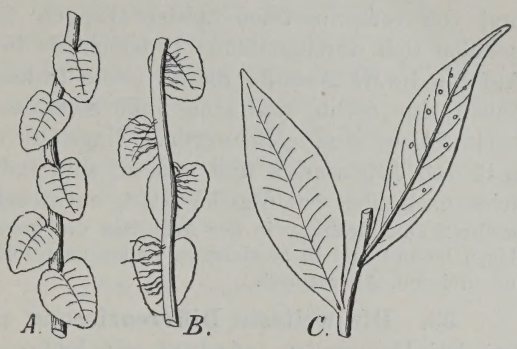


Fig. 63. Spross von *Marcgravia Schimperiana*. *A*—*B* ein kletternder, dorsiventraler Spross von unten gesehen; *C* ein aufrecht stehender, radiärer Spross ($^2/_3$). (H. Schenck.)

31. Die **Blattstellungslehre** wurde in den Jahren 1830—1839 durch Karl Schimper, Al. Braun und die Brüder Bravais begründet. Mit der Spiralstellung glaubten sie ein Naturgesetz gefunden zu haben; das Wachstum des Sprosses sollte in einer Spirale vor sich gehen. Von der Spiralstellung schloss man auf ein Spiralwachstum, und auf die im übrigen unverstandene „Spiraltendenz" in der Natur wurde alles, sogar die Quirl- oder Wirtelstellung, zurückgeführt.

Diese idealistische Anschauungsweise hat einer realistischeren mechanischen den Platz räumen müssen, welche 1868 von Hofmeister begründet und später von Sachs, Schwendener (1875), Göbel und anderen ausgebaut und vertieft worden ist. Darnach sind, wie auf S. 30 auseinandergesetzt wurde, die Raumverhältnisse am Vegetationspunkte die bestimmenden Faktoren; die Raumverhältnisse ihrerseits werden bestimmt durch die Gestalt der Organe, ihre relative Grösse und Stellung und ihren Kontakt mit bereits angelegten Organen.

Dass indessen Raum- und Kontaktverhältnisse nicht für alle Fälle zufriedenstellende Erklärung bieten können, haben Berthold, Rosenvinge, Raciborski u. a. nachgewiesen; dasselbe geht auch aus den Stellungsverhältnissen dorsiventraler Sprosse und aus der Abhängigkeit der Dorsiventralität von äusseren Faktoren, z. B. der Schwerkraft, hervor.

Kap. 8. Gestalt und Entwickelung des Blattes; der belaubte Spross.

32. Die Gestalt des Blattes. Das Blatt ist im grossen und ganzen flach und dünn und seine Bestandteile sind ungefähr symmetrisch zu einer bestimmten Ebene, der Medianebene, angeordnet, welche durch Blattstiel und Sprossachse geht. Bei manchen Pflanzen mit zweizeiliger Blattstellung, z. B. Begonia, Ulme, Linde u. a., teilt die Mediane die Blattfläche nicht in symmetrische Hälften: schiefe Blätter (s. Seite 38).

Das Blatt ist in der Regel dorsiventral, d. h. es hat in engem Zusammenhang mit seiner wagerechten resp. zum Horizonte schräg gerich-

teten (plagiotropen) Stellung und der damit gegebenen Orientierung zu Licht und Schwerkraft, eine Oberseite, welche in der Anlagestellung der Sprossachse zugewendet ist, und eine davon deutlich verschiedene Unterseite. Die Oberseite ist meist dunkler und glänzender, die Unterseite dagegen heller, matter und von vorspringenden Leisten (Rippen) gesetzmässig durchzogen; hierzu gesellen sich durchgreifende Unterschiede in Funktionen und innerem Bau. Auf die Kante gestellte Blätter (viele Iridaceen, Narthecium, Tofieldia u. a.) haben eine rechte und eine linke Seite, eine Ober- und eine Unterkante; beide Seiten sind gleichwertig. Ungefähr senkrecht stehende Blätter (wie z. B. von Juncusarten und andern) sind radiär gebaut oder um ihre Längsachse nach allen Seiten gleichmässig entwickelt. — Die Blätter mancher Pflanzen erfahren eine Drehung in der Art, dass die ursprüngliche Oberseite nach unten zu liegen kommt und in bestimmten Fällen auch den Bau der Unterseite annimmt (Allium ursinum, Alstroemeria).

33. Die weiteste Differenzierung zeigt das Laubblatt, welches aus drei Hauptteilen aufgebaut sein kann: Blattspreite, Blattstiel und Blattgrund.

Die Blattspreite ist der obere flache, oft horizontal ausgespannte und mit einem Netze von Nerven durchzogene Teil von äusserst verschiedener Gestaltung.

Der Blattstiel setzt sich als rundes oder halbrundes, an der Oberseite oft mit einer Rinne versehenes Gebilde an die Blattspreite an.

Der Blattgrund bildet den untersten Teil des Blattes. In einigen Fällen tritt er nicht als ein ausgeprägter und charakteristisch geformter Teil des Blattes hervor, sondern höchstens als kleine Anschwellung an der Basis des Stieles (Blattkissen). In anderen Fällen ist er zu einer dünnen Scheide entwickelt, welche den Stengel zum grösseren oder kleineren Teile umfasst, z. B. bei Gräsern und anderen Monokotylen, bei Umbelliferen (Fig. 66) und Ranunculaceen. Bei Gräsern und Riedgräsern schliesst sich die Scheide dicht um den Stengel (Fig. 64) und trägt wesentlich dazu bei, diesem erhöhte Biegungsfestigkeit zu verleihen; ausserdem dient die Scheide als Schutz für den untersten Teil des interkalar wachsenden Internodiums (s. Seite 30). Bei den Doldenpflanzen (Umbelliferen) ist die Scheide mächtig entwickelt und steht von der Sprossachse ab (Fig. 66); sie dient möglicherweise dazu, Wasser und als Nahrung verwertbare organische oder anorganische Substanzen aufzufangen. In ähnlicher Weise funktioniert der breite Blattgrund bei vielen Bromeliaceen (Tillandsia utriculata u. a.). Wieder in anderen Fällen breitet sich der Blattgrund zu zwei freien blattartigen Körpern, den Nebenblättern aus, welche zu beiden Seiten der Stielbasis inseriert sind (Fig. 65 *n*). Einen Übergang hierzu bildet die Blattscheide der Rose, welche am oberen Ende an jeder Seite je ein langes zugespitztes Anhängsel trägt (Fig. 83, Seite 55). Nebenblätter kommen fast nur bei dikotylen Pflanzen vor; die Basis ist breit, und durch stärkere Ausbildung der äusseren Seite sind sie immer mehr oder weniger schief gebaut, wenn sie auch zu einander symmetrisch sind. Bei zusammengesetzten Blättern sind sie

anders geformt als die Teilblättchen. Sie wachsen anfänglich, wie der Blattgrund überhaupt, bedeutend schneller als Stiel und Spreite, und ihre wichtigste Aufgabe besteht darin, in der Knospe entweder ihre eigene Spreite oder die nachfolgenden Blätter teils gegen zu lebhafte Verdunstung, teils gegen zu starkes Licht zu schützen; in dieser Funktion unterstützt sie unter anderem die kräftige Entwickelung der äusseren Seite. Sehr häufig wird der Blattgrund für die angegebenen Zwecke eigens ausgerüstet; er bildet z. B. Gummischleim oder Harz in der röhrenförmigen Scheide der Polygonaceen, besonders von Rumex und Rheum, oder es tritt Verkorkung ein wie in vielen Knospenschuppen. Manchmal übernehmen die Nebenblätter auch interimistisch Funktionen, welche später der Blattspreite zufallen. Soweit sie ergrünen, assimilieren sie gleichzeitig Kohlensäure, wie dies bei den grossen Nebenblättern der Erbse der Fall ist (Fig. 65).

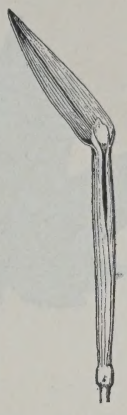


Fig. 64. Blattscheide bei Gräsern. (Wossidlo.)

Die übrigen Blätter der Pflanze besitzen nicht die reiche Entwickelung der Laubblätter; sie sind in der Regel ungestielt und treten in den verschiedensten, oft sehr eigenartigen Formen auf.

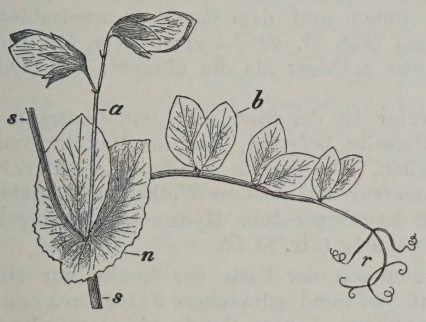


Fig. 65. Erbse *(Pisum)*. (Wossidlo.)

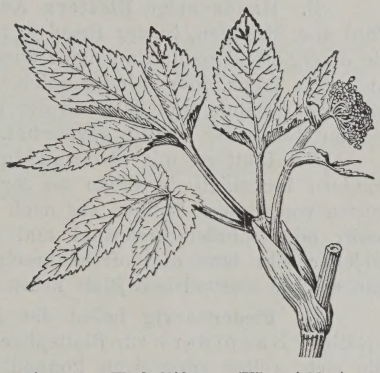


Fig. 66. Umbellifere. (Wossidlo.)

34. Nervatur oder Aderung des Blattes. Die Blätter der blatttragenden Lebermoose bestehen nur aus einer Zelllage, aber schon bei den Laubmoosen tritt im allgemeinen ein mitten durch das Blatt gehender Mittelnerv auf, der dicker ist als der Rest des Blattes und zunächst dazu dient, das Blatt zu versteifen. Bei allen höheren Pflanzen verlaufen im Blatte immer ein oder gewöhnlich viele stark verzweigte Stränge, deren Aufgabe einerseits darin besteht, das Blatt zu versteifen, anderseits ganz besonders darin, als Transportbahnen für Wasser und andere Stoffe zu dienen, und welche daher natürlich sowohl unter einander als auch mit ähnlichen Strängen in der Sprossachse und in der Wurzel in Verbindung stehen müssen.

Diese Stränge heissen Nerven. Sie liegen, besonders die schwächeren, im Blattfleische eingesenkt; aber unterhalb — selten über — den kräftigeren Nerven tritt das Blatt oft rippenartig hervor. Durch diese Rippen wird die Blattspreite versteift; sie sind um so kräftiger entwickelt, je grösser und dünner das Blatt ist. Von den Hauptnerven gehen feinere Zweige aus, welche ihrerseits oft wieder dünnere entsenden, so dass die letzten Verzweigungen ein feines Netzwerk im Blatte bilden (Fig. 67).

Fig. 67. Feldahornblatt.

Arten der Nervatur. Die wechselnde Verästelungsart der Nerven hat zur Aufstellung folgender Typen geführt:

A. **Streifige Nervatur:** Eine grössere Anzahl von Strängen tritt aus dem Spross in den meist breiten Blattgrund über; sie laufen dann mehr oder minder parallel zum Blattrande und zueinander gegen die Spitze zu, wo sie enger zusammentreten (Fig. 64, 126). Sie sind nur durch schwache querverlaufende Nerven miteinander verbunden. Je länger und bandförmiger das Blatt ist, um so deutlicher tritt der parallele Verlauf der Nerven hervor; bei kürzeren und breiteren Blättern werden die äusseren dem Blattrande näher liegenden Nerven bogenförmig gekrümmt.

B. **Handnervige Blätter:** Aus der Sprossachse tritt eine kleinere (ungerade) Zahl von Strängen, in der Regel 3, 5, 7 oder 9, in das Blatt über, in dessen Spreite sie divergierend mehr und mehr auseinander treten, nach dem Rande zu ausstrahlen und sich mehr oder minder reich verzweigen (Fig. 67, 69 *d* und *e*; 70 *a*, *b*). Die mittleren Stränge sind dabei in der Regel etwas kräftiger als die übrigen; der Stiel ist am Rande der Spreite angeheftet.

Bei Blättern mit sternadriger Nervatur ist der Stiel nicht am Blattrande, sondern innerhalb desselben an der Blattunterseite befestigt, und die Hauptnerven laufen von diesem Punkte aus nach allen Seiten. Die Spreite ist dann gewöhnlich mehr oder minder kreisrund und steht ungefähr im rechten Winkel zum Stiele, welcher sehr lang und oft senkrecht gestellt ist (Tropaeolum, Hydrocotyle, Ricinus). Ein solches sternadriges Blatt heisst schildförmig (Fig. 74 *D*).

C. **Fiedernervig** heisst das Blatt, wenn von der Basis der Spreite nur ein kräftiger Hauptnerv zur Blattspitze hin läuft, während schwächere Seitennerven, die sich weiter verzweigen können, vom Mittelnerven zum Rande hin ausstrahlen (Fig. 68 *C*, *D*, *E*, *G*).

Um das Blatt besser zu versteifen und sein Einreissen zu verhindern, wird der Blattrand oft durch Festigungsgewebe wesentlich verstärkt oder auch dadurch, dass die Nerven nach dem Rande zu in Bogen, oft zu mehreren hinter einander, zusammenlaufen oder gar zu einem kräftigen Randnerven zusammengefasst werden (z. B. Myrtaceen). Bei schmalen oder kleinen, fleischigen oder lederartigen sowie bei stark geteilten oder zusammengesetzten Blättern fällt diese Notwendigkeit der Versteifung weg, und die Nervatur wird damit auch wesentlich einfacher (Fig. 68 *A*, *B*).

35. Für die **Blattform** sind eine Reihe von Fachausdrücken im Gebrauch, von welchen die folgenden besonders hervorzuheben sind. Das Blatt kann unter Berücksichtigung seiner Form als Ganzes (seines Umrisses) kreisrund, eiförmig, oval, elliptisch, lanzettlich, länglich, spatelförmig, lineal, borstenförmig, pfriemenförmig, nierenförmig, herzförmig, pfeilförmig oder spiessförmig sein (siehe hierzu Register und Fig. 68).

Die Spitze (oder die Basis) des Blattes heisst: zugespitzt, spitz, stumpf, abgerundet, ausgerandet usw.

Gliederung des Blattes. Das streifennervige Blatt ist in der Regel gar nicht geteilt; bei allen anderen Blättern können mehr oder weniger ausgesprochene Ein-

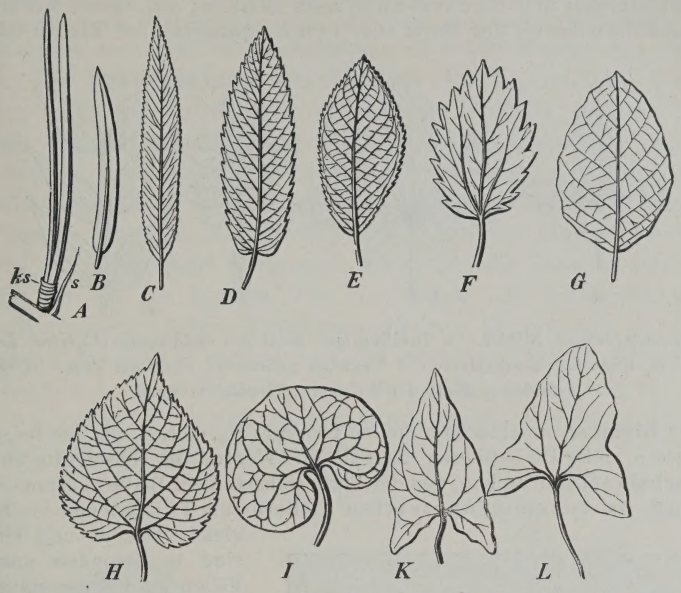


Fig. 68. Blattformen. *A* Kurztrieb der Kiefer *(Pinus silvestris)* mit zwei nadelförmigen Blättern: *s* Stützblatt, *ks* Knospenschuppen. *B* Lineales Blatt von *Taxus*. *C* Lanzettförmiges Blatt der Weide *(Salix alba)*. *D* Längliches Blatt der echten Kastanie *(Castanea)*. *E* Elliptisches Blatt der Traubenkirsche *(Prunus Padus)*. *F* Ovales Blatt der Brennessel *(Urtica urens)*. *G* Eiförmiges Blatt der Buche *(Fagus)*. *H* Herzförmiges Blatt der Linde. *I* Nierenförmiges Blatt von *Asarum*. *K* Pfeilförmiges Blatt der Ackerwinde *(Convolvulus arvensis)*. *L* Spiessförmiges Blatt des Ampfers *(Rumex scutatus)*.

schnitte der Blattfläche vorkommen, welche bei einigen bloss am Rande auftreten, bei anderen tiefer eindringen, bei manchen sogar bis zur Mittelrippe gehen. Der Rand kann ganz (Fig. 68 *I*, *K*; 70 *a*), gesägt (Fig. 68 *C—F*), gekerbt, gezähnt (Fig. 69 *b*)

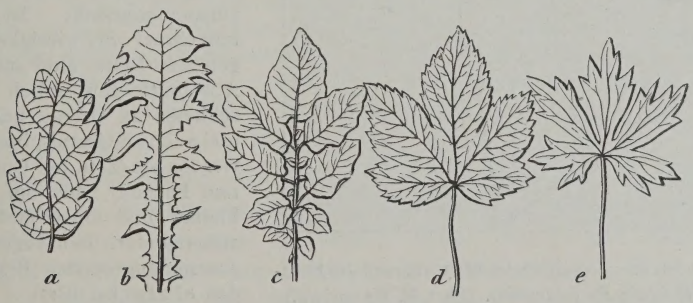


Fig. 69. Geteilte Blätter. *a* Fiedrig gelapptes Blatt der Eiche. *b* Spaltiges Blatt des Löwenzahns *(Taraxacum)*. *c* Durchbrochen fiederschnittiges Blatt der Kartoffel. *d* Handförmig gelapptes Blatt des Ahorn *(Acer Pseudoplatanus)*. *e* Handförmig zerschnittenes Blatt von *Ranunculus acer*.

sein. Die meisten Blattzähne endigen mit Drüsen resp. mit eigenen Apparaten für die Wasserausscheidung, sog. Hydathoden, welche besonders in der Jugend des Blattes funktionieren.

Dringen die Einschnitte tief in das Blatt ein, so wird dasselbe je nach der Nervatur geteilt. Je nach der Tiefe des Einschnittes spricht man von lappigen (Fig. 69 *a*), spaltigen und fiederschnittigen Blättern; bei diesen letzteren gehen die Einschnitte beinahe bis zur Basis oder zum Hauptnerven des Blattes oder gar so

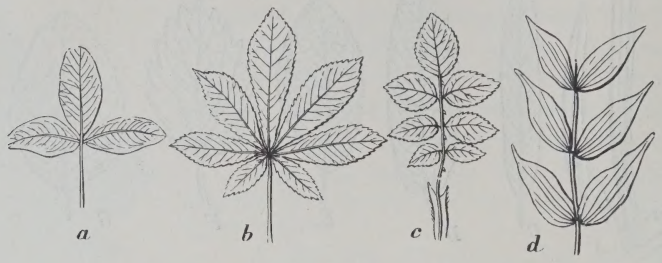


Fig. 70. Zusammengesetzte Blätter. *a* Dreifingriges Blatt des Goldregens *(Cytisus Laburnum)*. *b* Siebenfingriges Blatt der Rosskastanie. *c* Ungleich gefiedertes Blatt der Rose. *d* Gleichmässig gefiedertes Blatt der Walderve *(Orobus vernus)*.

tief, dass der Mittelnerv an einzelnen Stellen freiliegt (Fig. 68 *c, e*) wie das beispielsweise bei den Blättern vieler Umbelliferen der Fall ist. Werden die Einschnitte so tief, dass wirklich Abschnitte (Teilblättchen) von der Form selbständiger Blätter zustande kommen, so spricht man von zusammengesetzten Blättern; die Teilblättchen besitzen meist gleiche Gestalt und Grösse und sind in besonders ausgeprägten Fällen an den gemeinsamen Stiel angegliedert, so dass sie z. B. zur Zeit des Blattabwurfs sich von ihm loslösen können (Fig. 71). Oft sind sie sogar selbst gestielt. Nach der Art der Nervatur heisst das zusammengesetzte Blatt gefiedert (Fig. 70 *c, d*), gefingert (handförmig zusammengesetzt) (Fig. 70 *a, b*) oder strahlförmig zusammengesetzt. Die Bestimmung, ob ein Blatt geteilt oder zusammengesetzt ist, bietet manchmal Schwierigkeiten; im geteilten Blatte sind indessen die Abschnitte gewöhnlich recht verschieden an Grösse und manchmal auch an Gestalt, insbesondere werden sie (z. B. bei Umbelliferen und Farnen) nach der Spitze zu kleiner und verschmelzen mehr miteinander. Den Gegensatz zum zusammengesetzten Blatte bildet das einfache Blatt.

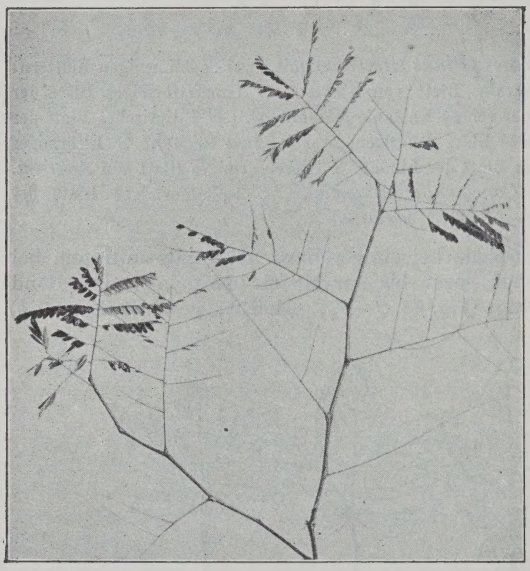


Fig. 71. Doppelt zusammengesetztes Blatt während des Blattabwurfes *(Robinia Pseudacacia)*. (Phot. E. Warming.)

Ein Blatt kann auch in höherem Grade zusammengesetzt sein; dann sind die Teilblätter erster Ordnung für sich wieder zusammengesetzt (Fig. 71). Dasselbe kann bei den Teilblättchen zweiter Ordnung eintreten usf., und wir sprechen dann von doppelt resp. dreifach zusammengesetzten Blättern.

Sehr häufig sind die seitenständigen Teilblätter eines zusammengesetzten Blattes schief gebaut (unsymmetrisch), wie es die Nebenblätter gewöhnlich sind, während das

Endblättchen symmetrisch ist. Meist ist die der Blattspitze zugewandte Seite der Teilblättchen die kleinste. Wir wissen nichts bestimmtes darüber, von welchen äusseren Faktoren etwa diese Verhältnisse abhängig sind und welchen Zwecken sie dienen. Vielleicht spielen auch hier die Raumverhältnisse in der Knospe eine Rolle.

36. Die Entwickelung des Blattes. Die Warzenform, unter welcher das Blatt zu allererst auftritt (Fig. auf Seite 31 und 32), verändert sich bald. Das junge Blatt (Primordialblatt) ist in der Medianebene am höchsten. Anfangs wächst es allseits gleichmässig oder vorzugsweise an seiner Spitze, aber bald teilt es sich in vielen Fällen in Blattgrund und Oberblatt, und nun ist eine Zeitlang das stärkste Wachstum auf den Blattgrund beschränkt; daher sind auch zu einem bestimmten Zeitpunkt die Scheide oder die Nebenblätter grösser als die Spreite (Fig. 72 Pflanze mit Nebenblättern; Fig. 73 Pflanze mit grossem scheidenförmig entwickeltem Blattgrund). In der weiteren Entwickelung des Blattes werden nun die einzelnen Teile der Spreite angelegt (Zähne, Lappen u. dergl. Fig. 73); der Stiel dagegen wird in der Regel zuletzt ausgebildet, indem er sich durch interkalares Wachstum zwischen Blattspreite und Blattgrund einschiebt.

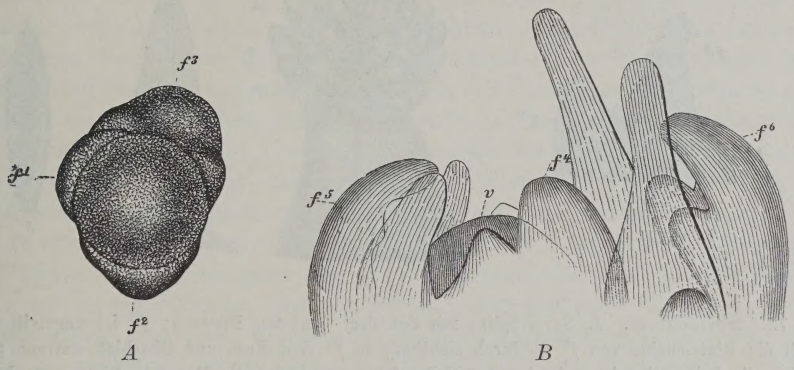


Fig. 72. *Passiflora.* — *A.* Sprossspitze von oben gesehen, mit den drei jüngsten Blattanlagen (f^1, f^2, f^3). f^2 und f^3 zeigen an jeder Seite eine geringe Ausbuchtung, die Nebenblätter. — *B.* Die Sprossspitze (*v*) von der Seite; f^4 ist das vierte Blatt (Blatt 1—3 sind nicht wiedergegeben); hier sind Nebenblätter und Spreite scharf unterschieden. In f^5 sind die Nebenblätter ebenso gross wie die Spreite; in f^6 sind sie grösser als die Spreite, welche jetzt dreilappig geworden ist. Erst mit dem neunten Blatt beginnt die Ausbildung des Stieles. (Oersted.)

Das Wachstum des Blattes hört im allgemeinen bald auf, und die ganze Lebensdauer des Blattes ist selten gross. Die allermeisten Blätter leben in voll ausgewachsenem Zustande nur während einer Vegetationsperiode von mehreren Monaten, einige sogar nur wenige Tage (Blumenblätter), und nur bei bestimmten immergrünen Pflanzen überdauern die Laubblätter zwei oder mehrere Jahre; die Blätter der Stechpalme (Ilex) werden ungefähr zwei Jahre, die der Kiefer drei Jahre und die der Fichte 12—13 Jahre alt. Am langlebigsten sind wohl die zwei Laubblätter von Welwitschia, welche so alt werden wie die Pflanze selbst.

Die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Teile der Blattspreite sich entwickeln (Zähne, Lappen, Abschnitte, Fiederblätter, Nerven) ist sehr verschieden für verschiedene Arten. Wir können die folgenden Haupttypen unterscheiden:

1. Alle Seitenteile werden in aufsteigender Folge gebildet (akroplaster Typus Fig. 73); hierher gehören die meisten gefiederten Blätter. Ein sehr eigentümliches und etwas abweichendes Beispiel bietet das Farnblatt; das Spitzenwachstum dauert hier sehr lange fort, und ein Teilblättchen nach dem anderen entsteht in aufsteigender Folge abwechselnd an den beiden Seiten. Die Spitze bleibt spiralförmig eingerollt, solange das Wachstum andauert; auf diese Weise sind die jüngsten Teile des Blattes stets gegen aussen geschützt. So kann das Blatt sein Wachstum lange Zeit fortsetzen; bei einigen Farnen (Lygodium, Gleichenia) wird das Wachstum sogar periodisch ausgesetzt und kann sich über mehrere Jahre erstrecken.

2. Das Blatt wächst am Blattgrunde (basiplaster Typus); hierher sind besonders gefingerte und einfache Blätter der Monokotylen, Moosblätter usw. zu rechnen. Welwitschia besitzt nur zwei Laubblätter (die beiden ersten nach den Keimblättern gebildeten), welche während des ganzen Lebens der Pflanze am Blattgrunde fortwachsen; die Spitze stirbt ab.

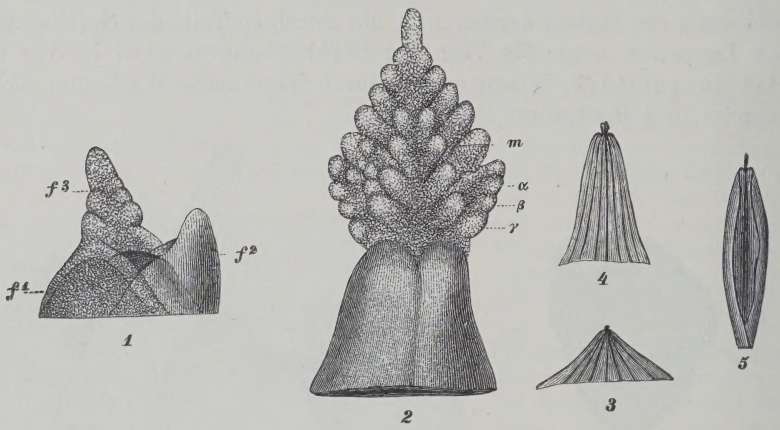


Fig. 73. *Foeniculum*. *1.* Sprossspitze mit den drei jüngsten Blättern; f^1 ist ungeteilt und ist durch die Blattscheide von f^3 hindurch sichtbar; in f^2 sind Fuss und Oberblatt getrennt; bei f^3 werden die Seitenteile in aufsteigender Reihenfolge angelegt. *2.* Das 6te Blatt von oben; die Scheide ist ungefähr ebenso gross wie die Spreite; alle Abschnitte der Spreite entstehen in aufsteigender Folge (γ ist älter als β, β älter als α). *3* und *4*. Zwei Knospenschuppen (Niederblätter) der überwinternden Knospen. *5*. Ein Hochblatt. (Oersted.)

3. Das Wachstum ist hauptsächlich auf den Rand des Blattes beschränkt (pleuroplaster Typus)[1]; die einzelnen Teile entwickeln sich von einem Ausgangspunkt aus gleichzeitig nach beiden Seiten (divergent) oder von zwei Ausgangspunkten aus (an Blattspitze und Blattgrund) nach einem zwischen beiden liegenden Punkte (konvergent) oder endlich sie treten gleichzeitig hervor (simultan).

Das schildförmige Blatt gleicht anfangs anderen Blättern, und Fig. 74 veranschaulicht die Entstehung der Seitenteile in absteigender Folge; später beteiligt sich auch die zwischen den untersten Seitenteilen liegende Partie an der Bildung der Blattspreite und verbindet jene miteinander. Die Palmenblätter sind in ausgewachsenem Zustande entweder gefiedert oder fächerförmig eingeschnitten; angelegt aber wird das Blatt in einem zusammenhängenden, stark gefalteten Stück. Es reisst erst später in den Kanten der Falten ein, und zwar entweder in den nach oben gerichteten Kanten,

[1]) πλευρά Seite, πλαστός gebildet, entwickelt.

wie bei den Dattelpalmen u. a., oder in den nach unten stehenden, wie z. B. bei Cocos und Calamus. — Die Durchlöcherung der Blätter bei gewissen Araceen (z. B. Monstera deliciosa) kommt dadurch zustande, dass inselartig verteilte Gewebsteile in der jungen Spreite absterben.

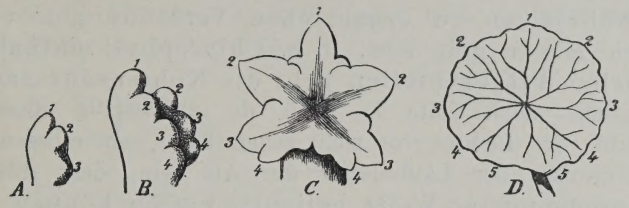


Fig. 74. Entwickelung eines schildförmigen Blattes *(Hydrocotyle vulgaris).* (Göbel.)

Bei vielen Lianen ist das vordere Ende des ganz jungen Blattes mit einer Vorläuferspitze versehen, welche der eigentlichen Spreite im Wachstum vorauseilt und deren Funktion einstweilen versieht, gewöhnlich aber frühzeitig zugrunde geht und abfällt.

37. Die **Aufgaben des Sprosses** sind mannigfaltig, und in enger Verbindung damit ist auch sein Bau und seine Lebensdauer sehr verschieden; zumal bestehen grosse Unterschiede hinsichtlich der Länge der Internodien sowohl wie im Bau und in der Gestalt der Blätter. Sprossachse und Blatt gehören eng zusammen, und wenn das Blatt einer bestimmten Arbeit angepasst wird, so erfährt gleichzeitig auch die Sprossachse eine Umbildung. In Übereinstimmung mit den beiden grossen Hauptaufgaben, welche eine jede Pflanze zu lösen hat, kann man bei den höheren Gewächsen zwei ganz verschiedene Sprossformen unterscheiden: den Ernährungsspross und den Fortpflanzungsspross (die Blüte). Da der Fortpflanzungsspross samt seinen Blättern so ganz und gar verschieden ist von dem Ernährungsspross mit seinen Blättern, und die Fortpflanzungstätigkeit sich durchgehends so wesentlich von der Ernährungstätigkeit unterscheidet, soll die Fortpflanzung später in einem eigenen Abschnitte behandelt werden, während die Besprechung des Ernährungssprosses hier ihren Platz findet. Im übrigen werden die Ernährungsorgane im Leben der einzelnen Pflanze natürlich auch früher entwickelt als die Fortpflanzungsorgane.

38. Das Laubblatt ist besonders charakteristisch für den Ernährungsspross. In der Alltagssprache verstehen wir unter „Blättern" in der Regel nur die Laubblätter. Unter allen Blättern der Pflanze sind diese die formreichsten und grössten. Die unzähligen Formen, unter welchen sie uns entgegentreten, sind natürlich nicht zufällig entstanden, doch ist es uns noch nicht möglich, die besondere Gestalt jeder Art hinsichtlich ihres Nutzens oder ihrer Notwendigkeit zu erklären. Im grossen und ganzen können wir wohl drei verschiedene Faktoren als mitwirkend bei der Gestaltung des Laubblattes annehmen: zum ersten Anpassung an die physiologischen Aufgaben, welche dem Blatte gestellt werden, zum zweiten Anpassung an seine Umgebung, und zum dritten endlich der Grundtypus, der jeder natürlichen Gruppe sein Gepräge gibt und dessen Entstehung uns noch vollkommen verschleiert ist.

Das Laubblatt vollzieht eine für das Leben der Pflanze äusserst wichtige Funktion als Assimilationsorgan, in welchem anorganische Rohstoffe, und zwar die aus der Luft aufgenommene Kohlensäure und das aus dem Boden aufsteigende Wasser mit den darin gelösten Nährsalzen zu organischen Verbindungen verarbeitet werden. Sie müssen grün sein, d. h. Chlorophyll enthalten, denn nur in solchen Pflanzenteilen geht die Kohlensäureassimilation vor sich (siehe auch Seite 7), und da gleichzeitig diese Tätigkeit nur mit Hilfe des Lichtes vor sich gehen kann, so müssen Form wie Stellungsverhältnisse der Laubblätter der Art sein, dass diese in der zweckentsprechendsten Weise belichtet werden können. Je grösser die Spreite ist, um so ausgiebiger kann, unter sonst gleichen Bedingungen, die Ernährungsarbeit werden, und je dünner die Spreite ist, um so besser wird sie von den Lichtstrahlen durchleuchtet werden.

Aus diesen Gründen haben auch so viele Laubblätter die bekannten grossen und dünnen, mehr oder minder ausgebreiteten Spreiten, von denen wir den Ausdruck „blattartig“ hernehmen.

Wenn Laubblätter im Ernährungsleben ungewöhnliche Arbeiten zu übernehmen haben, wie z. B. bei insektenfressenden Pflanzen, so ändert sich damit auch ihre Form in eigenartiger Weise.

Weiter aber spielt das Laubblatt eine wichtige Rolle bei der Verdunstung der Pflanze; je grösser, dünner und zarter es ist, um so leichter wird das Wasser aus dem Blatte verdunsten und um so leichter wird es verwelken. Es wird also ein enger Zusammenhang bestehen zwischen der Beschaffenheit der Laubblätter einer Pflanze, den Verdunstungsverhältnissen und der Leichtigkeit oder Schwierigkeit der Wasserbeschaffung, welchen die Pflanze an ihrem natürlichen Standorte unterworfen ist; und wenn viele Laubblätter keine grossen und dünnen Spreiten besitzen, sondern, wie beispielsweise beim Heidekraut oder bei Nadelbäumen, schmal, nadel- oder schuppenförmig sind, so liegt in diesem Bau, welcher die Verdunstung vermindert. ausgedrückt, dass sie dazu angepasst sind, in trockener oder physiologisch trockener Umgebung zu leben. Doch wächst in der Regel die Zahl der Blätter mit ihrer Kleinheit. Die Spreiten der Schattenpflanzen sind oft gross und dünn.

Andere Beispiele zur Anpassung an die Umgebung sind ferner: Auf dem Wasser schwimmende Blätter; sie besitzen gewöhnlich die kreisrunde oder nierenförmige Gestalt, welche wir von den Nymphaeaceen, von Hydrocharis und Salvinia (Fig. 57) kennen; im Wasser untergetauchte Blätter sind vielfach in sehr zahlreiche faserförmige Abschnitte zerteilt, sodass die Pflanze dem Wasser eine relativ viel grössere Oberfläche bietet, als es bei unzerteilten Blättern möglich wäre (Prinzip der Kiemen), z. B. bei Salvinia (Fig. 57) und Batrachium (Fig. 75).

Im tropischen Regenwald ist eine Blattform mit langer, oft gekrümmter Spitze häufig (Fig. 76), über welche in neuerer Zeit Jungner und Stahl Aufklärung gebracht haben; diese sogenannte Träufelspitze dient zur

schnellen Ableitung eines Übermasses von Regenwasser. Schlingpflanzen und viele kletternde Pflanzen haben mehr oder weniger herzförmige und langgestielte Blätter (Convolvulus, Polygonum Convolvulus, Humulus, Vitis, Dioscorea, Hedera u. a.); diese Blattform scheint am besten den Bedürfnissen dicht an die Unterlage angeschmiegter und vielfach um einander geschlungener Triebe zu entsprechen.

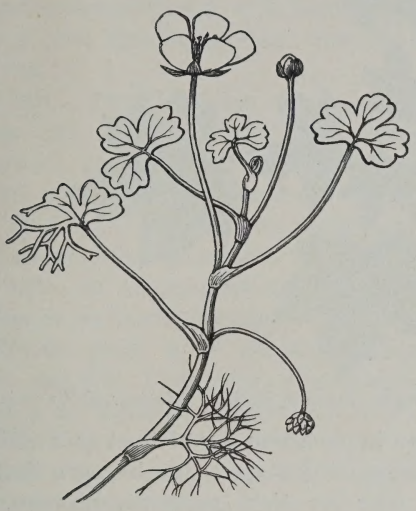


Fig. 75. *Batrachium.*

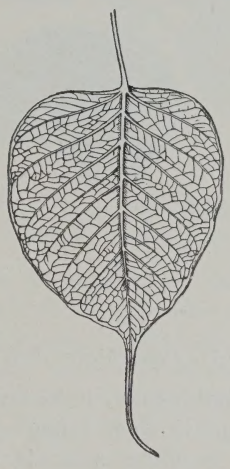


Fig. 76. Regenblatt von *Ficus religiosa* (verkleinert). (Stahl.)

In vielen Fällen ist die Zweckmässigkeit besonderer Blattformen sehr unklar. Bei tief eingeschnittenen oder zusammengesetzten Laubblättern mag sie wohl darin zu suchen sein, dass die tiefer stehenden Blätter nicht so stark beschattet werden, als wenn die Spreite eine einzige, unzerteilte Fläche darstellte. Hier ist in der Regel kein grosser Formunterschied zwischen den höher und tiefer stehenden Blättern einer Pflanze zu erkennen. Es gibt tief eingeschnittene Blätter mit abwechselnd grossen und kleinen Teilblättchen („unterbrochen gefiederte"), z. B. bei der Kartoffel, bei Spiraea und Geum; auch durch diese Anordnung wird eine zweckmässige Verteilung der assimilierenden Flächen, eine Art Mosaïk, erreicht.

Der Blattstiel. Sehr viele Laubblätter besitzen einen Stiel, dessen Länge in einem gewissen Verhältnis zur Spreite steht; breiten (herzförmigen, nierenförmigen u. a.) Blattspreiten entsprechen gewöhnlich sehr lange Stiele, während schmale gestreckte Spreiten, deren Länge die Breite übertrifft (elliptische, lanzettförmige, längliche, lineale u. a. Blätter), meist kurzgestielt sind. Offenbar spricht sich hierin die grössere und geringere Notwendigkeit aus, die Blattspreiten dem Lichte entgegenzuführen; breite Blattflächen müssen von der Sprossachse entfernt werden, da sie sich sonst gegenseitig beschatten würden. Der Blattstiel hat ferner insoweit Bedeutung für das Blatt, als in ihm die Drehungen vor sich gehen, durch welche das Blatt in

die günstigste Lage zum Lichte eingestellt wird. Die Variationsbewegungen mancher zusammengesetzter Blätter finden vorzugsweise im unteren etwas angeschwollenen Teil des Blattstieles (Blattpolster) statt, welches sich dann

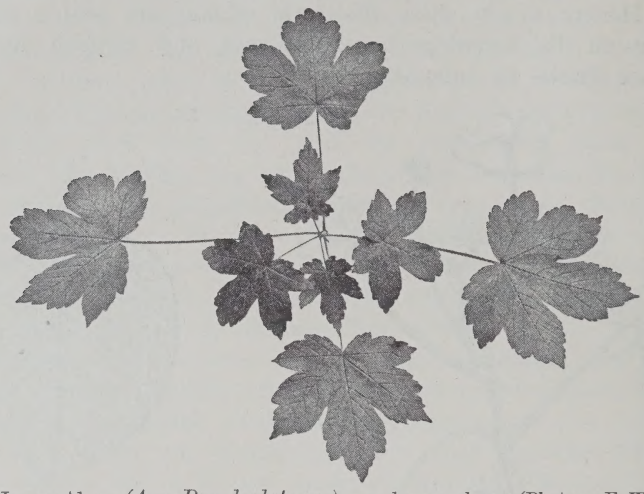


Fig. 77. Junger Ahorn *(Acer Pseudoplatanus)* von oben gesehen. (Photogr. E. Warming.)

auch durch einen etwas abweichenden inneren Bau auszeichnet (z. B. Mimosa). Die Spreite eines langgestielten Blattes wird übrigens auch gegen Zerreissen besser geschützt sein als bei kurz- oder gar nicht gestielten Blättern.

39. Die Stellung der Laubblätter an der Sprossachse wird erst recht verständlich, wenn man sich stets vergegenwärtigt, dass die Blattspreiten möglichst günstiger Beleuchtung ausgesetzt werden sollen.

An aufrecht stehenden oder anderen allseitig beleuchteten Sprossachsen bleiben die Blätter in ihrer ursprünglichen Stellung; sie sind weder um ihre Längsachse gedreht noch führen sie eine andere Bewegung aus, als dass sie sich von der Sprossachse nach aussen biegen. Die Stellungsverhältnisse, welche S. 29—34 besprochen wurden, gelten also uneingeschränkt für diese Blätter.

Es besteht ein Unterschied zwischen den Blattstellungen bei Sprossachsen mit kurzen und mit langen Internodien, welcher deutlich im Zusammenhang mit der Notwendigkeit steht, den Laubblättern eine möglichst gute Belichtung zu sichern. An langgliedrigen Sprossachsen sind nämlich die Blätter gewöhnlich in wenigen Reihen angeordnet, wenn sie nicht gerade besonders schmal sind; bei kurzgliedrigen Sprossen dagegen mehrt sich die Reihenzahl bedeutend (siehe Seite 33), so dass die Blätter sich in geringerem Masse gegenseitig beschatten. An langgliedrigen Sprossen mit gegenständigen Blättern sind diese kreuzweise, also in vier Reihen, gestellt (Fig. 48, 77); mit dem Kürzerwerden der Internodien aber und dem Zusammenrücken der Blattpaare kreuzen sich diese letzteren unter anderen als rechten Winkeln und die Zahl der Blattreihen wird grösser. Das Bingelkraut (Mercurialis perennis) beispielsweise hat gegenständige Blätter; gegen die Sprossspitze zu

rücken diese aber so dicht zusammen, dass sich sechs Blattreihen bilden müssen, um allen eine gute Belichtung zu ermöglichen (Fig. 78).

Bei zerstreutblättrigen Sprossen mit langen Internodien gilt die Regel, dass breiten Blättern nur wenig Reihen, schmaleren Blättern eine Mehrzahl von Reihen entspricht (vergl. z. B. Eiche, Weide, Espe, Fichte, Heidekraut usw. oder Fig. 50 und 59).

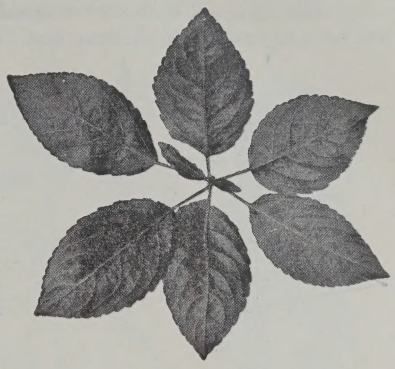


Fig. 78. Bingelkraut *(Mercurialis).* (Photogr. E. Warming.)

An kurzgliederigen Sprossachsen finden wir schöne Beispiele für Blattrosetten, deren Blätter nach allen Richtungen von der Hauptachse abstehen (Fig. 52 S. 34). Die Blätter rosettblättriger Sprossachsen sind gemeinhin lang, schmal und meist am Grunde schmaler als gegen die Spitze zu (spatenförmig), eine Form, welche wohl auch am besten für die Rosette passt, wenn die Blätter ungestielt sind, z. B. Hauswurz (Sempervivum Fig. 52), Löwenzahn (Taraxacum), Wegerich-Arten (Plantago), Draba-Arten u. a.; ähnliche Blätter finden wir bei Agave, Aloë, bei Bromeliaceen usw. Seltener sind die Blätter breit (nierenförmig oder herzförmig); Hand in Hand damit geht dann die Ausbildung eines langen Stieles (Cyclamen, Tussilago, Petasites usw.).

Blattstellung am plagiotropen dorsiventalen Spross. Bei solchen einseitig dem Lichte ausgesetzten Sprossen können die Laubblätter meist erst durch Drehungen verschiedener Art in die rechte Beleuchtung gebracht werden. In den einfachsten Fällen wird bloss die ursprüngliche Stellung der Blätter verändert; so drehen sie sich an den wagerechten oder schräg stehenden zweizeiligen Zweigen der Buche (Fig. 82), Ulme (Fig. 60), Linde usw. ein wenig um ihre Stielachse, um die Blattspreite dem Lichte zukehren zu können. Krümmungen des Stieles und Drehungen um seine Längsachse finden sich bei Zweigen mit vielen Blattreihen, z. B. bei der Fichte (Fig. 59).

Bei vielen Sprossen, besonders solchen mit gegenständiger Belaubung, drehen sich auch die Internodien, wie an jedem Strauch von Lonicera, Philadelphus, Deutzia, Syringa usw. zu beobachten ist. Die allseitig belichteten, ungefähr senkrecht stehenden Zweige haben kreuzweise gestellte Blätter; an den schräg stehenden, einseitig beleuchteten dagegen werden die Stengelglieder regelmässig abwechselnd nach rechts und nach links gedreht, und die Stellung der Blattspreiten wird durch Drehung der Stiele derart verändert, dass schliesslich alle Blätter in eine Ebene zu liegen kommen und ihre Oberflächen dem Lichte zuwenden (Fig. 79 und 80). Ein solcher Zweig kann eine ausserordentliche Ähnlichkeit mit einem gefiederten Blatte annehmen, zumal bei Sprossen, welche ihr Wachstum abschliessen, ohne sich zu verzweigen, wie bei gewissen Phyllanthusarten (Euphorbiaceae).

Die bei manchen Pflanzen in der Entwickelung erworbene Dorsiventralität kann bei anderen vererbt sein.

Man kann mit Wiesner unterscheiden zwischen photometrischen Laubblättern, welche eine bestimmte Stellung zum Lichte einnehmen, und aphotometrischen, welche sich indifferent verhalten wie die Nadeln der Pinus-Arten. Das photometrische Blatt tritt in zwei Hauptformen auf, dem euphotometrischen, welches sich so zum Lichte orientiert, dass es ein Maximum von diffusem Licht geniesst, und dem panphotometrischen, welches sowohl diffuses als direktes Sonnenlicht empfängt, sich aber gegen das letztere durch Faltungen, Krümmungen und sonstige Veränderungen der Spreite schützt. Das euphotometrische Blatt hat eine flach ausgebreitete Spreite, welche es in fester (fixer) Lichtlage gegen das stärkste diffuse Licht einstellt (Blätter an schattigen Standorten z. B. im Waldinneren).

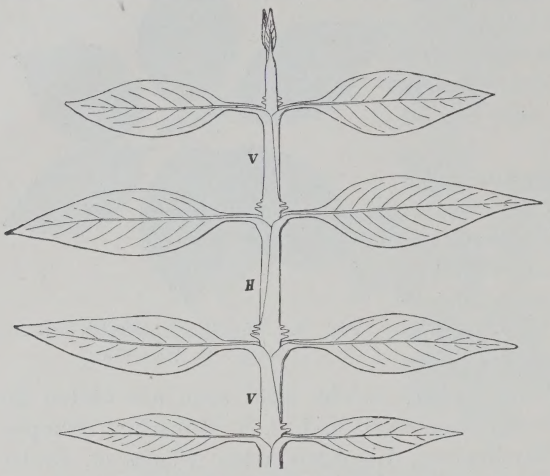


Fig. 79. Horizontaler Zweig von *Lonicera*, von oben gesehen; die Internodien sind abwechselnd nach links und nach rechts gedreht. (Frank.)

40. Anisophyllie. Die Dorsiventralität an plagiotropen Sprossachsen ist zumeist eine Anpassungserscheinung, welche dem Bestreben der Pflanze entspricht, ihre Laubblätter so günstig wie möglich zum Lichte zu stellen. Das zeigt sich hauptsächlich in dreierlei Beziehung: 1. in der Stellung der Blätter, wie sie oben besprochen wurde, 2. in der Verschiedenheit der Entwickelung der Blätter auf der Ober- und Unterseite des Sprosses (Anisophyllie[1])) und 3. darin, dass Zweige nur oder vorzugsweise aus den Flanken der Sprossachsen entspringen.

Anisophyllie kann ein fester habitueller oder auch ein weniger feststehender Anpassungscharakter sein; sehr häufig aber steht sie in naher Beziehung zur Kohlensäureassimilation. In den meisten Fällen sind die Blätter auf der Oberseite kleiner als auf der Unterseite oder an den Flanken des Sprosses, so dass diese tieferstehenden Blätter weniger unter Beschattung durch die oberen zu leiden haben.

Ein Beispiel für habituelle feste Anisophyllie bietet Selaginella (Fig. 58), wenn das auch nicht für alle Arten gilt; denn eine von diesen (S. sanguinolenta) kann sich in merkwürdiger Weise dem jeweiligen Standorte anpassen und treibt in trockener Umgebung aufrechte gleichblättrige (isophylle), an feuchten, schattigen Stellen dagegen ungleichblättrige Sprosse. Anisophyll sind ferner viele beblätterte Lebermoose (Jungermanniaceen, Fig. 31, 32); sie tragen seitwärts zwei Blattreihen und auf der Unterseite

[1]) ἄν, ἀ privativum; φύλλον Blatt, ἴσος gleich.

eine dritte Reihe anders gestalteter und kleinerer Blätter (Amphigastrien). Als Beispiele für Phanerogamen mit konstanter Anisophyllie an allen Sprossen mögen Arten von Begonia, Pellionia (eine Urticacee) und Centradenia (eine Melastomacee) genannt sein; als anisophylle Sprosse könnte man auch die sympodialen Sprosse mancher Solanaceen auffassen (Atropa, Scopolia usw.), bei denen grosse und kleine Blätter paarweise am Stengel stehen.

In vielen anderen Fällen sind nur die Seitentriebe an radiären isophyllen Hauptachsen anisophyll. Diese laterale Anisophyllie findet sich bei vielen Bäumen mit gegenständigen Blättern, z. B. Ahorn (Fig. 81), Rosskastanie, Esche, Catalpa u. a. und besteht darin, dass die nach oben und seitwärts nach dem Innern des Baumes gewandten Blätter eines Blattpaares kleiner und kürzer gestielt sind als diejenigen, welche nach abwärts und nach aussen im Umkreise der Krone dem Lichte sich zuwenden; die an den Seiten stehenden Blattpaare sind gleich stark entwickelt (Fig. 81). Anisophyllie kann auch in Verbindung mit Drehung der Blätter auftreten.

A *B*

Fig. 80. *A* ein aufrecht stehender allseitig belichteter Zweig von *Deutzia*, mit kreuzweise gegenständigen Blättern. *B* ein schräg gestellter, einseitig belichteter Zweig derselben Pflanze; die Blätter liegen ungefähr in der gleichen Ebene. (Photogr. E. Warming.)

41. Blattmosaik. Die sämtlichen Blätter eines Triebes sind nie gleich gross; die zu niederst sitzenden sind kleiner und weniger entwickelt als die höher am Spross stehenden, und die obersten Blätter sind gelegentlich wiederum etwas kleiner. — Die grossen und kleinen Blätter sind nun in der Regel so ineinander geschoben, dass alle dem Lichte ausgesetzt sind und dass auf diese Weise ziemlich zusammenhängende Flächen von Assimilationsorganen

Fig. 81. Anisophyller Zweig des Ahorn *(Acer)* von oben gesehen. Das erste Blattpaar stand schräg aufwärts nach links und abwärts nach rechts (letzteres das grösste Blatt); das zweite Paar stand schräg aufwärts nach rechts und abwärts nach links (letzteres wiederum das kräftigere Blatt von den beiden). Das dritte Blattpaar steht in der gleichen Richtung wie das erste. (Photogr. E. Warming.)

entstehen. Diese Ausnützung des Raumes in zweckmässigster Weise nennt man Blattmosaik.

Ein Beispiel für Blattmosaik an plagiotropen Trieben zeigt uns Fig. 60, wo drei Triebe ihre ungleich grossen Blätter zu einer Fläche zusammenfügen. Die Buche hat zweierlei Triebe, teils Langtriebe mit gestreckten Internodien, teils an der Basis des Jahrestriebes Kurztriebe, welche sehr langsam wachsen und jeweils nur 3—4 Laubblätter tragen; diese Kurztriebe fügen sich ineinander und zwischen die Langtriebe derart ein, dass grosse assimilierende Flächen entstehen, welche sich mehr oder weniger wagerecht dem Lichte entgegenstrecken (Fig. 82).

Fig. 82. Buchenzweig. (Photogr. E. Warming.)

Der in Fig. 82 abgebildete Zweig besteht aus 6 Jahrestrieben; der oberste am Haupttriebe hat 3 Laubblätter an langen und 4 an kurzen Internodien, während alle anderen ihre Laubblätter an gestreckten Internodien tragen, mit Ausnahme des 5., von oben her gerechnet, welcher Kurztriebcharakter hat. Am 2. und 3. Jahrestrieb sitzen nur Kurztriebe, am 4. und 6. sowohl Lang- als Kurztriebe; der 5. hat überhaupt keine Seitentriebe.

Das Zweckmässige des schiefen Baues der Blattspreiten (siehe Seite 38) zeigt sich oft bei Trieben wie dem eben beschriebenen; die kleineren Seitenteile würden bei stärkerer Ausbildung in den Schatten der anderen Blätter zu stehen kommen. Wir haben hier den einfachsten Fall von Raumausnutzung vor uns.

Blattmosaik kann auch an aufrecht stehenden, allseitig belichteten Trieben dadurch zustande kommen, dass die Grösse der Blätter und die Länge der Blattstiele abnimmt, je höher die Blätter am Triebe stehen. Der in Fig. 77 abgebildete Ahornzweig veranschaulicht diesen Fall; das niederste (quer stehende) Blattpaar hat die grössten Spreiten und die längsten Stiele und die andern folgen in Kreuzstellung nach. Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei der Königskerze (Verbascum), beim Storchschnabel, bei Trapa, Inula, Centaurea und anderen. In allen Blattrosetten

lassen sich die gleichen Grössenunterschiede feststellen, und ebenso findet man, dass die Blätter sich um so mehr nach oben richten, je näher sie der Mittelachse stehen (Fig. 52), so dass alle Blätter in günstige Beleuchtung kommen.

42. Niederblätter. Der vegetative Spross besitzt ausser den Laubblättern noch eine zweite Art von Blättern, das Niederblatt, welches ganz andere Aufgaben zu erfüllen hat als das Laubblatt. In den meisten Fällen dient es nur zum Schutze der Knospen und ist in Bau und Entwickelung ganz diesem Zwecke angepasst; in anderen Fällen dient es als Speicherorgan, wie wir später sehen werden. Die Niederblätter sind in der Regel klein; bei geringer Höhe und breitem Grunde sind sie stiellos und meist von ganz einfacher Form. Ihre Farbe ist gewöhnlich bräunlich oder weisslich. In sehr vielen Fällen müssen die Niederblätter als Laubblätter aufgefasst werden, welche auf ganz früher Entwickelungsstufe, als nur der Blattgrund angelegt war, stehen geblieben sind.

Fig. 83. Jahrestrieb der Rose; das unterste Niederblatt (n^1) wird vom Blattgrunde gebildet und trägt an der Spitze Andeutungen einer Spreite *(b)* und von Nebenblättern *(a—a)*; n^2, n^3 und n^4 sind ähnliche Niederblätter mit grösserem Blattgrund, aber immer noch ganz rudimentärer Spreite; n^5 Niederblatt mit etwas grösserer Spreite. Darauf folgen 3 Laubblätter, von denen das mittlere das grösste ist. d^1, d^2 und d^3 sind Hochblätter, bei denen die Spreiten allmählich zurücktreten, bis die Blätter wieder auf einer ähnlichen Stufe stehen wie die Niederblätter. Zu oberst kommt endlich die Blüte. (Oersted.)

Wie wir oben gesehen haben, übertrifft zu einem bestimmten Zeitpunkt in der Entwickelung des Laubblattes der Blattgrund das Oberblatt an Grösse. Wird nun in diesem Stadium die Entwickelung gehemmt, so dass keine weiteren Teile angelegt werden, während die bereits vorhandenen durch Wachstum noch etwas sich vergrössern können, so entsteht das Niederblatt. In ähnlicher Weise sind auch die Blätter, welche beim Übergang von Laubblättern zu Blüten auftreten, die Hochblätter, als Hemmungsbildungen aufzufassen; siehe Fig. 73 mit Text und Fig. 83. Diese letztere Figur zeigt die Reihenfolge der Blätter an einem Rosentriebe: ganz unten Laubblätter mit Andeutungen von Nebenblättern und Blattspreiten an der Spitze des breiten Blattgrundes, darauf Übergänge zu Laubblättern; in der Mitte des Triebes die vollständig entwickelten gefiederten Laubblätter und endlich der Übergang von Laubblättern zu Hochblättern, wobei wiederum das Oberblatt unterdrückt wird.

Dass Niederblätter und Hochblätter wirklich nur Hemmungsbildungen vorstellen, geht daraus hervor, dass ihre Anlagen, wie Göbel experimentell nachgewiesen hat und wofür sich in der Natur häufige Beispiele finden, unter gewissen Bedingungen gezwungen werden können, sich zu Laubblättern zu entwickeln, z. B. wenn andere Blätter oder

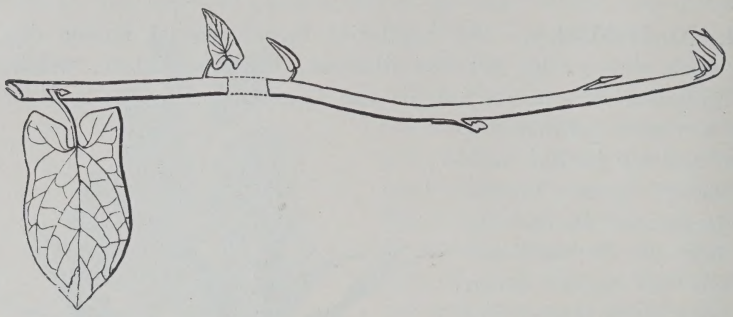


Fig. 84. *Convolvulus silvestris.* Die Spitze eines in die Erde eindringenden belaubten Sprosses. An der punktierten Stelle ist ein Stück ausgelassen; die Partie links davon liegt noch über der Erde, während der Teil nach rechts bereits in die Erde eingedrungen ist. (E. Warming.)

höher stehende Teile des Triebes abgetragen und dadurch vermutlich die Niederblätter reichlicher ernährt werden, oder wenn man geophile Sprosse mit Niederblättern dem Lichte aussetzt. Fig. 84 zeigt den umgekehrten Vorgang: hier wird der belaubte Spross zum Ausläufer und die Blätter verwandeln sich in Niederblätter.

Kap. 9. Knospen. Verzweigung der Sprossachse.

43. Achselknospen. Wenn ein Spross sich verzweigt, so entstehen die neuen Knospen in der Regel an der Oberfläche des Muttersprosses (exogen) und zwar in der Achsel (dem Winkel) zwischen einem Blatt (Stützblatt, Deckblatt, Tragblatt) und dem Muttersprosse; sie werden darnach Achselknospen genannt (Fig. 29, Seite 45). Die Stellung der Knospen sowie der aus ihnen entstehenden Zweige hängt aber vollkommen von der Blattstellung ab, und da die Blätter an den Seiten des Triebes in aufsteigender Reihe angelegt werden, so gilt das gleiche auch für die Knospen.

Es gibt Blätter, welche nie Achselknospen besitzen, ebenso wie es Sprossachsen gibt, welche sich nie verzweigen (Baumfarne, Ophioglossum und andere Farne, Cycadeen, Palmen und alle Blüten); in der Regel sind es Sprosse mit ganz kurzen Internodien und sehr dicht gestellten Blättern, in deren Achseln keine Triebe sich bilden. Ein Beispiel dafür bieten unsere Nadelhölzer (Fig. 100); die Jahrestriebe der Fichte tragen ganz oben eine Anzahl langer Seitensprosse, sonst aber nur hier und da kleine Seitentriebe, während die Hauptmasse der Nadeln keine Achselknospen bildet. Bei der Kiefer steht ebenfalls eine Gruppe grosser Zweige an der Spitze der Hauptsprossachse, aber auch bloss an dieser Stelle; von den unvollkommenen Blättern des Hauptsprosses stützt im übrigen jedes seinen Kurztrieb (wie bei Fig. 68 *A*). In der Regel findet jedoch aus jeder Laubblattachsel Zweigbildung statt, und

durch fortgesetzte Verzweigung des neuen Triebes erster Ordnung entstehen Zweige zweiter, dritter und höherer Ordnung und ganze Verzweigungssysteme.

Die Endknospe bildet das Ende des Triebes; im Gegensatz zu dieser heissen die übrigen Knospen des Zweiges Seitenknospen (Fig. 85). Die Endknospe war selbst einmal eine Seitenknospe, wenn es sich nicht gerade um den Endtrieb am Primärspross der Keimpflanze handelt. Die Endknospe ist in der Regel die am kräftigsten entwickelte Knospe des vegetativen Triebes, und die Seitenknospen sind um so schwächer, je tiefer sie am Jahrestriebe stehen; offenbar werden sie weniger gut als die höher oben stehenden ernährt (Fig. 85).

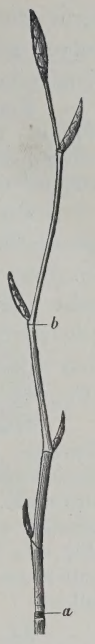
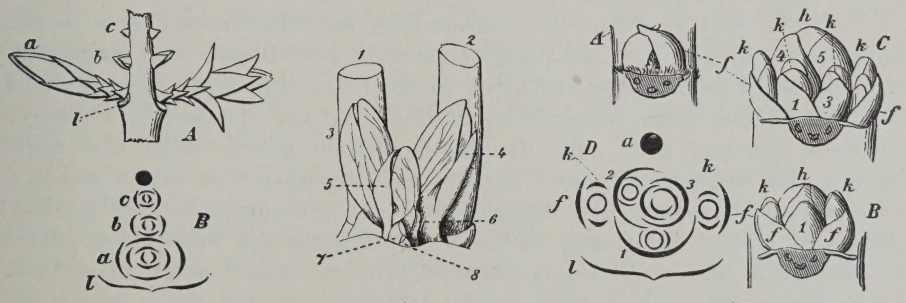


Fig. 85. Jahrestrieb der Buche; *a* Knospennarbe. (Oersted.)

Blattstellung in der Achselknospe. Bei den Monokotylen steht in der Regel das erste Blatt der Achselknospe an der hinteren Seite derselben, wendet sich also nach der Sprossachse, an welcher die Knospe steht; häufig trägt es zwei Kiele (Seitennerven), besitzt dagegen keinen Mittelnerv. Bei den Dikotylen herrscht dagegen die Regel, dass die beiden ersten Blätter der Achselknospe je an der rechten und linken Seite derselben stehen; die übrigen Blätter folgen dann in verschiedener Stellung (Fig. 86, 88).

Beiknospen (accessorische Knospen). Sehr oft bildet sich nicht mehr als eine Knospe in jeder Blattachsel, und zwar steht sie in deren Mitte (Medianebene), selten schief (z. B. bei manchen dorsiventralen Sprossen, wie bei der Ulme [Fig. 61], Buche usw.). Mehrere Knospen in einer Blattachsel kommen jedoch häufig vor; sie stehen entweder a) übereinander in einer Längsreihe (seriale Beiknospen) und derart angeordnet, dass



86 87 88

Fig. 86. *Lonicera.* *A* Zweigstück mit den Narben zweier Laubblätter *(l)*; in jeder Blattachsel stehen 3 Knospen, *a* ist die älteste, *c* die jüngste. *B* Diagramm dazu. (E. Warming.) — Fig. 87. Spross in der Blattachsel von *Aristolochia Clematitis; 1* und *2* Blüten; *3*—*8* im Zickzack stehende vegetative Knospen. (E. Warming.) — Fig. 88. Aprikose *(Prunus armeniaca).* *A* Knospe über einer Laubblattnarbe; die beiden ersten Knospenschuppen *f* stehen nach links und nach rechts. *B* eine ältere Knospe; in den Achseln der beiden ersten Knospenschuppen *f* haben sich die Knospen *k*—*k* gebildet; *1* ist die dritte Knospenschuppe der Hauptknospe *h*. In *C* sind ausser den Blättern *f*—*f* auch die Knospenschuppen *1*, *2* und *3* Stützblätter für grosse Knospen geworden; *4* und *5* sind die nächsten Blätter an der Hauptknospe. *D* ist das Diagramm zu *B*; *l* bezeichnet das Stützblatt. (E. Warming.)

entweder die oberste die älteste ist und die anderen in absteigender Ordnung folgen oder umgekehrt, oder sie stehen b) seitlich nebeneinander in einer Querreihe (collaterale Beiknospen).

Knospen mit aufsteigender Anordnung finden wir bei gewissen Lonicera-Arten (Fig. 86) und bei dem Wallnussbaum, wo bis zu 8 Knospen über den Keimblattachseln stehen; in absteigender Ordnung treten sie bei Aristolochia Clematitis (Fig. 87) und bei Gleditschia auf, wo die oberste zu einem Dorn wird.

Die erste Knospe ist die Hauptknospe, die anderen heissen Beiknospen (accessorische Knospen). Diese letzteren sind im allgemeinen als Reserveknospen anzusehen, welche austreiben, wenn die Hauptknospe zu Grunde geht. Nicht immer entwickeln sich die Knospen in gleicher Weise; bei Gleditschia wird die erste zum Dorn, bei Aristolochia Clematitis gehen aus den obersten Knospen Blüten, aus den tiefer stehenden Laubsprosse hervor (Fig. 87).

Uneigentliche Beiknospen. Bei vielen Pflanzen stehen scheinbar mehrere Knospen in derselben Blattachsel, während in Wirklichkeit nur eine Knospe diese Stelle einnimmt; die andern sind wieder Knospen auf dieser ersten (Knospen zweiter Ordnung), welche sich früher entwickeln als sonst bei Holzpflanzen die Regel ist, nämlich gleichzeitig mit ihrem Muttersprosse („proleptisch"), so z. B. bei der Aprikose (Fig. 88), Prunus spinosa, Amygdalus nana, Vitis, Tilia, Passiflora und anderen. Oft gehen aus solchen Knospen Triebe verschiedener Art hervor, z. B. Laubsprosse und Blüten.

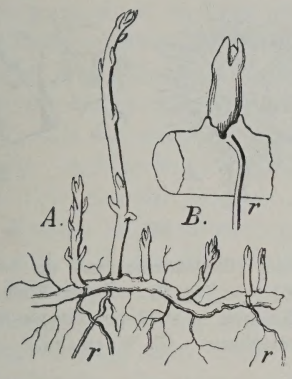
44. Ausserhalb der Blattachseln stehende Knospen kommen in einer Reihe von Fällen vor. Bei den Moosen werden die Knospen unterhalb oder seitlich neben dem Blatte angelegt, bei den Farnen sehr oft entweder auf dem Rücken des Blattgrundes (z. B. Aspidium Filix mas), auf dem Blattstiele, auf der Blattspreite (z. B. bei mehreren Asplenium-Arten, siehe Seite 60) oder endlich seitlich neben dem Blatte.

Ferner gibt es Fälle, in welchen sich die Sprossachsen gabelförmig teilen und die Knospen scheinbar ausserhalb der Blattachseln entstehen, z. B. bei den Schlingranken von Vitis; in der Regel liegt aber der Grund für die Erscheinung darin, dass die Endknospe von der obersten Seitenknospe zur Seite gedrängt wird. Bei den Blütenpflanzen gibt es kaum eine echte Teilung des Vegetationspunktes in zwei neue Knospen, bei den Algen und den belaubten Lebermoosen dagegen findet sich ausgeprägte gabelige Verzweigung, welche in einigen Fällen durch Teilung des Vegetationspunktes in zwei mehr oder weniger gleichwertige Teile zustande kommt. (Dictyota, Coleochaete).

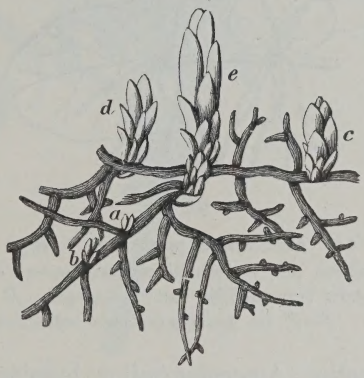
Endlich gibt es eine Reihe von Beispielen dafür, dass die Knospen nicht an eine bestimmte Stellung gebunden sind, wie das doch bei den bisher besprochenen der Fall ist. Solche Knospen heissen Adventivknospen. Sie bilden sich ohne regelmässige Stellungsverhältnisse an meist nicht genau bestimmten Stellen und können sowohl an älteren wie an jüngeren Organen auftreten; in der Regel entstehen sie im Inneren der Organe (endogen), so dass sie ebenso wie die Wurzeln sich nach aussen ihren Weg bahnen müssen. Doch nehmen sie manchmal auch von der Oberfläche ihren Ursprung (exogene Bildung).

Sie können an Wurzeln, an Sprossachsen und an Blättern auftreten.

1. Wurzelsprosse werden von nicht wenigen Pflanzen gebildet, und zwar entweder normalerweise (additionell) oder nach Beschädigung der Wurzel (reparativ). Additionelle Wurzelsprosse sind besonders bei Holzgewächsen anzutreffen (bei Pappeln, Birnbäumen, Kirschbäumen, Himbeersträuchern, bei Hippophaë, Elaeagnus u. a.), aber auch vielen krautigen Pflanzen leisten sie für Erhaltung und Vermehrung mehr oder weniger



89



90

Fig. 89. Wurzeln von *Linaria vulgaris* mit jungen Sprossen; *r—r* Wurzeläste. (*A* ist $^1/_1$, *B* ist vergrössert.) (E. Warming.) — Fig. 90. Wurzeln von *Monotropa* mit 5 Sprossen *(a—e)* in verschiedenem Alter ($^1/_1$). (Kamienski.)

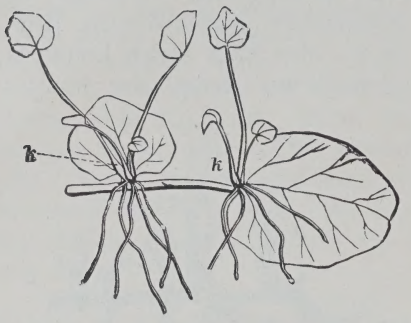
wichtige Dienste (Rumex Acetosella, Sonchus arvensis, Ophioglossum, Linaria vulgaris Fig. 89, Cirsium arvense, Monotropa Fig. 90, Podostemaceen Fig. 44 usw.). Meist entstehen sie im Inneren der Wurzel (endogen), seltener an deren Oberfläche und nur in ganz wenigen Fällen (Neottia, Rumex Acetosella, Ophioglossum) unter der Wurzelhaube aus dem Vegetationspunkte selbst oder seitlich neben diesem.

Reparative Wurzelsprosse spielen z. B. beim Löwenzahn (Taraxacum officinale) und vielen anderen Pflanzen eine grosse Rolle insofern, als sie bei etwaigen Beschädigungen für Ersatz des Verlustes sorgen; durchschneidet man die Wurzel von Taraxacum, so treten an der Schnittfläche des in der Erde zurückgebliebenen Teiles neue Triebe auf, so dass an Stelle des einen abgeschnittenen sogar mehrere Sprosse zur Entwickelung gelangen können.

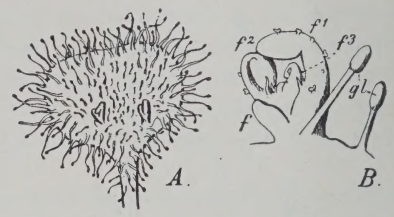
2. An der Sprossachse bilden sich Adventivknospen in einzelnen Fällen, z. B. hypokotyl bei Alliaria officinalis und mehreren Euphorbia-Arten. Als Folge von Beschädigung treten an alten Baumstämmen oft Triebe in grosser Anzahl auf, meist allerdings wohl durch Austreiben von „schlafenden Augen“ (ruhenden Knospen), wie die zahlreichen Wasserreiser, welche aus den Stämmen der Linde, Eiche, Ulme, Weide usw. hervorbrechen. Nicht selten ist der Grund für diese Zweigbildung, dass

der Baum plötzlich ausgiebig belichtet wird oder dass das Wachstum des Gipfels eine Hemmung erfährt.

3. Normaler Weise bilden sich Knospen auf Blättern vieler Farne und einzelner Phanerogamen (Bryophyllum calycinum, Atherurus



91



92

Fig. 91. *Cardamine pratensis.* (vergr.) Stück eines Blattes (Endblättchen und ein Seitenblättchen) mit wurzelschlagendem Spross *(k)*. (E. Warming.) — Fig. 92. *A* ein Blatt von *Drosera rotundifolia* mit 2 Knospen; *B* eine von diesen Knospen in stärkerer Vergrösserung. f—f^3 im Knospenzustande befindliche Blätter. *gl* Drüsenhaare. (E. Warming.)

ternatus, Amorphophallus bulbifer, Cardamine pratensis (Fig. 91), Drosera rotundifolia (Fig. 92), Malaxis paludosa, Livisticum officinale (Blüten) u. a.) und nehmen hier mehr oder weniger den Charakter von Brutknospen an (siehe „Vermehrung durch Teilung").

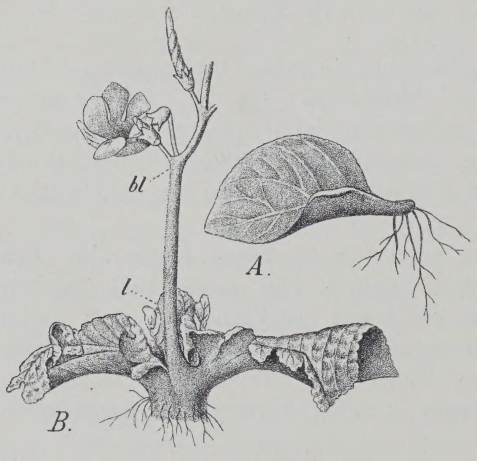


Fig. 93. *Streptocarpus polyanthus.* *A* eine 8 Monate alte Keimpflanze. *B* eine vollständige, blühende *(bl)* Pflanze auf ca. $^1/_4$ verkleinert); *l* belaubter Spross. (Hielscher.)

Manche succulente oder doch dicke und langlebende Blätter lassen sich nach dem Abschneiden zu „Blattstecklingen" verwenden; am Grunde des in die Erde gesteckten Blattstieles treten dann erst Wurzeln, später auch Triebe auf (z. B. bei mehreren Gesneraceen, bei Begonien, Sanseviera u. a.).

Bei der Gesneracee Streptocarpus gelangt weder Keimwurzel noch Keimknospe zur Ausbildung und das eine Keimblatt stirbt ab. Am Grunde des hypokotylen Stengels entstehen eine Menge von Adventivwurzeln; das andere Keimblatt wächst zu einem ausserordentlich grossen Laubblatt aus, aus dessen Basis sowohl Blüten als Laubtriebe hervorbrechen (Fig. 93 *B*).

45. Knospenschutz. Da in allen Knospen ganz junge, aus zart-

wandigen Zellen aufgebaute Blätter und Stammteile enthalten sind, so müssen diese auf die eine oder andere Weise gegen äussere Angriffe, Wind und Wetter usw. geschützt werden. Die Hauptgefahr bildet für diese jungen Teile zu starke Verdunstung.

Nackt oder offen heissen Knospen, wenn sie keine eigens zum Knospenschutz differenzierte Blätter oder Blattteile besitzen und der einzige Schutz darin besteht, dass die unteren Teile der bereits entfalteten Laubblätter sich dicht um die jüngeren, in der Knospe eingeschlossenen legen, wie z. B. bei allen einjährigen Pflanzen, bei den allermeisten Gräsern, bei einigen tropischen Holzgewächsen usw. Unter den Holzpflanzen der gemässigten Klimate gibt es nur wenige, welche nicht eigene Schutzblätter besitzen (Arten der Walnussfamilie, Viburnum, Rhus usw.).

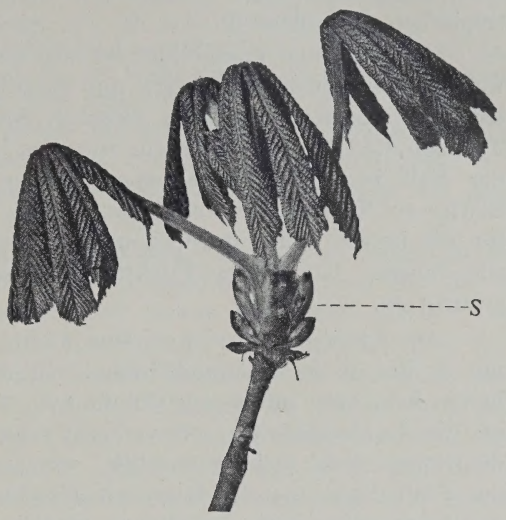
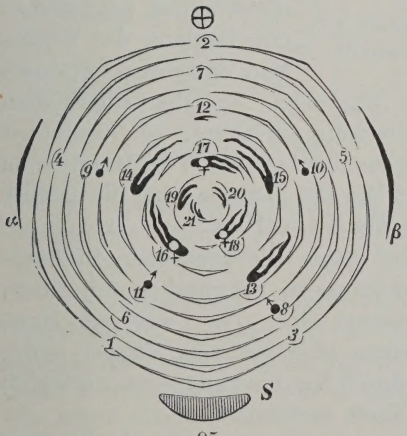
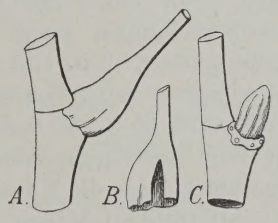


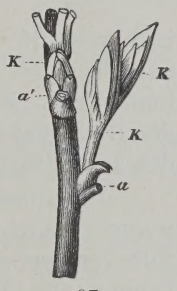
Fig. 94. Das Ausschlagen der Blätter bei der Rosskastanie (verkleinert). Die Knospenschuppen *(s)* bleiben unten zurück und fallen bald ab, während der beblätterte Spross sich streckt. Die Laubblätter sind noch nicht voll entwickelt. (Photogr. E. Warming.)



95



96



97

Fig. 95. Eiche *(Quercus)*. Diagramm eines blühenden Zweiges (Blattstellung $^2/_5$). *S* Stützblatt des Zweiges. α und β seine beiden ersten Blätter (Knospenschuppen). Die folgenden 11 Blätter bestehen nur aus Nebenblättern und erst am 12. Blatte erscheint eine kleine Spreite. Die nun folgenden Blätter besitzen eine gut entwickelte Spreite mit einfach gefalteter Knospenlage; ♂ männliche Blütenstände, ♀ weibliche Blütenstände. (Eichler.) — Fig. 96. *Platanus occidentalis*. *A* Zweigstück mit Blatt (Spreite abgeschnitten); *B* Blattgrund; *C* Zweig nach Abfallen des Blattes. (A. P. de Candolle.) — Fig. 97. *Cytisus Weldeni*. *a* Rest eines Laubblattes; *k* Spross. (Oersted.).

Ein besonderer Knospenschutz wird bei einigen Pflanzen in einfacher Weise dadurch bewirkt, dass die Nebenblätter eines Blattes das folgende Blatt umschliessen und beschützen (Knospen von Ficus elastica und anderen tropischen Holzpflanzen).

Am weitesten ausgebildet ist aber der Knospenschutz bei Holzpflanzen, welche ihre Heimat in Ländern mit ausgesprochener Periodizität des Klimas, entweder scharfem Gegensatz zwischen Sommer und Winter oder zwischen Trocken- und Regenzeit, haben, wie dies beispielsweise bei unseren Hölzern der Fall ist. An den Knospen solcher Pflanzen werden die äussersten Blätter zu Niederblättern (siehe S. 55), welche sich zu Schutzorganen für die inneren und jüngeren umwandeln und sich sowohl im äusseren wie inneren Bau dieser Funktion anpassen; wir nennen sie Knospenschuppen.

Die Knospenschuppen sind kleine ungestielte und ungeteilte Blätter mit breiter Basis (schuppenförmig). In der Regel sind sie bräunlich, enthalten kein oder nur wenig Chlorophyll, und ihre Zellen sind dickwandiger als die des Laubblattes, oft verkorkt oder verholzt. Ihr Leben überdauert die Ruheperiode nicht wesentlich; wenn die Knospen mit dem Eintreten des Frühjahres oder der Regenzeit ausschlagen, der Spross sich streckt und die Laubblätter sich entfalten, werden die Schuppen bald abgeworfen.

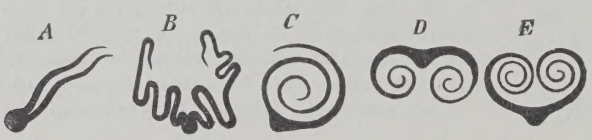


Fig. 98. Knospenlage. *A* einfach gefaltet. *B* mehrfach gefaltet. *C* zusammengerollt. *D* zurückgerollt. *E* eingerollt.

Die äussersten fallen unverändert ab, die innersten wachsen in der Regel an ihrer Basis noch etwas weiter, begleiten so eine Zeitlang das Wachstum des jungen Sprosses und gewähren ihm noch etwas Schutz (Fig. 94). Da die Internodien zwischen den Knospenschuppen keine Streckung erfahren, so bezeichnet immer eine „Knospennarbe", d. h. eine Reihe dicht gestellter Blattnarben an der Basis des Jahrestriebes den früheren Platz der Knospe und die Grenze des Jahrestriebes (Fig. 83, 85 *a* auf S. 57, Fig. 94 u. 101).

Die inneren Teile der Knospe werden gegen die genannten Einflüsse weiter dadurch geschützt, dass die Knospenschuppen gelegentlich mit einem Filz von weissen (lufterfüllten) Haaren besetzt sind, oder dass sie Harz, Gummi und ähnliche Substanzen ausscheiden (Rosskastanie, Pappel usw.), und durch diese Mittel einer Austrocknung durch Verdunstung, dieser grössten Gefahr für den jungen Spross und seine Teile, vorbeugen.

Die Knospenschuppen repräsentieren bei manchen Pflanzen das ganze Blatt auf niedrigster Entwickelungsstufe (Syringa, Evonymus, Cornus usf.); in anderen Fällen gehen sie ausschliesslich aus dem Blattgrund hervor und zwar entweder aus einem scheidenförmigen oder blattartigen Blattgrunde, z. B. bei der Johannisbeere, der Rose (Fig. 83), dem Hollunder, der Rosskastanie und dem Ahorn, oder aber aus freien Nebenblättern, zwischen welchen die Spreite ganz fehlt oder nur rudimentär entwickelt ist (Fig. 95). Oft werden die äussersten zusammengehörigen Nebenblätter zu einem einzigen Stück vereinigt (bei der Buche, der Linde, der Birke u. a.).

Einige Holzpflanzen sorgen in eigentümlicher Weise für den Schutz ihrer Knospen; bei der Platane z. B. ist der Blattstiel am Grund ausgehöhlt und umschliesst haubenartig die in der Blattachsel stehende Knospe, so dass diese erst beim Blattfall zum Vorschein kommt (Fig. 96). Bei Actinidia wölben sich Blattstiel und Rinde der Sprossache über die Knospe, und ähnliche Verhältnisse treten uns bei Robinia, Gleditschia, Virgilia lutea, Philadelphus, Calycanthus, Rhus typhina und Ptelea entgegen. Bei Cytisus Weldeni (Fig. 97) bleibt ein Teil des Stützblattes stehen und deckt die Achselknospe, während alles übrige abfällt.

Nackte Knospen stellen offenbar die ursprüngliche Knospenform dar, welche einem gleichmässig warmen und feuchten Klima entspricht. Mit dem Auftreten der grossen klimatischen Verschiedenheiten geht die Ausbildung eigener Knospendecken Hand in Hand.

46. Knospendeckung und Knospenlage. Die Blätter decken in der Knospe kürzere oder längere Zeit die Sprossspitze und umgeben sie in Form eines dicht anschliessenden Mantels; daraus ergibt sich eine für verschiedene Pflanzen unterschiedliche Anordnung. Bezieht sich diese Anordnung auf das gegenseitige Verhältnis der verschiedenen Blätter zu einander, so sprechen wir von Knospendeckung; die Beziehungen der einzelnen Teile des Blattes in der Knospe zueinander fassen wir unter der Bezeichnung Knospenlage zusammen. Es handelt sich in der Knospe für das Blatt darum, möglichst wenig Raum einzunehmen und den besten Schutz zu finden sowie gleichzeitig die Sprossspitze wirksam zu schützen.

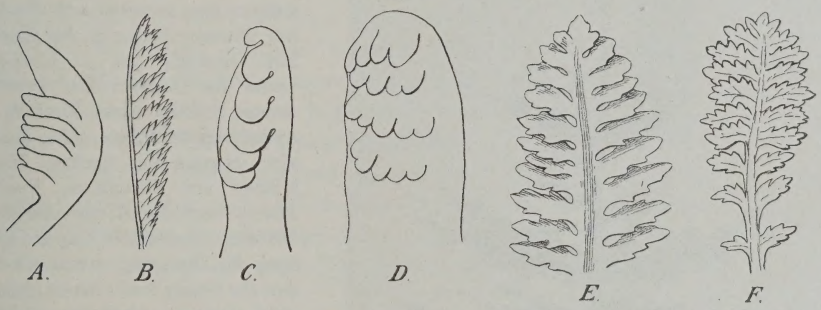


Fig. 99. Unterschlächtige Deckung bei *A (Polemonium)*, *B (Achillea)*, *E (Pedicularis*, von der Bauchseite gesehen). Oberschlächtige Deckung bei *C* und *D (Botrychium)*, *F (Leptinella)* (Bauchseite). (*C* und *D* Roeper, *A*, *B*, *E*, *F* E. Warming.)

Knospenlage. Die verschiedenen Benennungen für die Knospenlage beziehen sich zumeist auf die Lage der Laubblätter in der Knospe. Die wichtigsten Formen sind in Fig. 98 zusammengestellt. Wir unterscheiden folgende Fälle: flach (Morus); einfach gefaltet (*A*), das Blatt ist in der Medianebene wie ein Bogen Papier gefaltet (bei Linde, Ulme, Eiche [Fig. 95], Haselstrauch, überhaupt bei vielen Bäumen, deren Zweige mehr oder weniger wagrecht stehen und zweizeilige Blattstellung haben); mehrfach gefaltet, quergefaltet *(B)*, d. h. regelmässig in mehrere Lagen nach den Seitennerven gefaltet, bei der Buche, der Hainbuche (Carpinus), Castanea, Alchemilla usw., unregelmässig gefaltet beim Rhabarber, bei den Keimblättern der Buche, den Kronblättern des Mohns; zusammengerollt *(C)*, die eine Hälfte des Blattes wird erst nach der Mitte eingerollt, die andere Hälfte rollt sich dann als Mantel um die erste (Musa, Canna, Aprikose); zurückgerollt *(D)*, beide Seiten sind nach der Mitte der Rückseite zu umgerollt (Azalea, Platane, Weide);

eingerollt *(E)*, beide Blattränder sind nach der Mitte der Oberseite zu eingerollt (Seerose, Pappel); spiralig eingerollt (Farne, siehe S. 46).

Bei zusammengesetzten oder tief eingeschnittenen Blättern decken sich die Teilblättchen oder die einzelnen Lappen gegenseitig in der Knospe in ganz bestimmter Weise; betrachtet man das Blatt von der Rückseite, so ist entweder die Oberkante der Teilblätter sichtbar, während die untere Kante durch das unterhalb liegende Teilblatt verdeckt wird: unterschlächtige Deckung (Fig. 99 *A, B*), oder umgekehrt: die Unterkante ist frei und deckt ziegelartig das darunter liegende Teilblatt: oberschlächtige Deckung (Cycadeen, Botrychium und einige wenige andere) (Fig. 99 *C, D*).

Diese Verhältnisse lassen sich noch bei den ausgewachsenen Blättern verfolgen, wenn auch oft weniger deutlich ausgeprägt (Fig. 99 *E, F*). Die sehr verbreitete unterschlächtige Deckung ist von einleuchtender Zweckmässigkeit; die auf die Oberseite des Blattes auffallenden Regentropfen gleiten wie von einer Treppenstufe zur anderen abwärts bis zur Basis des Blattes. Bei den Lebermoosen finden wir die gleichen Verhältnisse wieder: wenn der obere Rand eines Blattes den unteren des nächst höheren deckt, so liegt oberschlächtige Deckung vor (Frullania, Fig. 32, S. 18, Mastigobryum); deckt dagegen der untere Rand eines Blattes den oberen des nächst unteren, so sprechen wir von unterschlächtiger Deckung (z. B. Plagiochila, Fig. 31, S. 18, Jungermannia).

Fig. 100. Weisstanne. Monopodiale Verzweigung. (E. Warming.)

Knospendeckung. Die verschiedenen hierbei in Betracht kommenden Benennungen beziehen sich zumeist auf die Lage der Blumenblätter in der Knospe. Die Deckung ist 1. klappig, wenn die Ränder der verschiedenen Blätter eines Kreises einander nur berühren, ohne dass sie sich gegenseitig decken (Kelchblätter von Rhamnus, Fuchsia, Malva und die Krone der Korbblüten); eingefaltet-klappig nennt man die Deckung, wenn die Ränder ein wenig nach innen gebogen sind, so dass sie mit einem kleinen Teil der Rückseite aneinander stossen (z. B. Kelch von Clematis). 2. dachig (dachziegelig), wenn die Ränder wie Dachziegel über oder unter die Ränder der Nachbarblätter greifen. Es gibt verschiedene Formen dachiger Deckung, z. B. gedreht, wenn bei sämtlichen Blättern eines Kreises der linke oder der rechte Rand gedeckt wird (z. B. in der Krone der Malvaceen, Gentianaceen und bei Fuchsia); quincunxial, wenn in einem fünfzähligen Kreise zwei Blätter ganz frei, zwei ganz gedeckt sind und das fünfte einen freien und einen gedeckten Rand hat; diese Knospendeckung ist besonders häufig im Kelche und erklärt sich hier durch dessen Entstehung aus einer zusammengezogenen $^2/_5$ Spirale (vergl. Fig. 49, S. 32). In anderen Fällen ist ein Blatt des fünfzähligen Kreises ganz frei, eines ganz gedeckt und drei sind halb gedeckt. 3. Reitend nennt man die wechselständigen, schwertförmigen Blätter, welche, wie bei Iris, auch in ausgewachsenem Zustande einander am Grunde vollständig umfassen. 4. Offen nennt man die Knospendeckung, wenn die Blätter des einzelnen Teiles so schmal sind, dass sie sich gegenseitig gar nicht berühren.

47. Entwickelung der Knospen. Viele Knospen entwickeln sich gar nicht zu Zweigen; das gilt besonders für die in Beziehung auf Licht, Raum usf. weniger begünstigten.

Bisweilen lassen sich bestimmte Gesetzmässigkeiten dafür nachweisen, welche Knospen zur Entwickelung gelangen und welche unterdrückt werden, z. B. bei den Caryophyllaceen, wo nur das eine der zwei gegenständigen Blätter Triebe stützt, welche ihrerseits in einer Spirale stehen, oder bei Thuja, von deren 4 Blattreihen die beiden auf den flachen Sprossseiten stehenden ihre Knospen nicht zur Entwickelung bringen.

Die nicht austreibenden Knospen können sich oft viele Jahre lang verhältnismässig untätig, aber lebensfähig halten; der jährliche Zuwachs ist nur ganz gering, so dass sie höchstens als kleine knollige Körper auf den dickeren Ästen oder dem Stamme erscheinen (z. B. bei der Buche und Eiche). Durch bestimmte Veranlassung, wenn beispielsweise der über ihnen liegende Teil des Sprosses abgeschnitten wird oder auf andere Weise zu Grunde geht, können sie zum Austreiben und zur Entwickelung gebracht werden. Sie werden als eine Art Reserveknospen aufgefasst und als schlafende Augen bezeichnet.

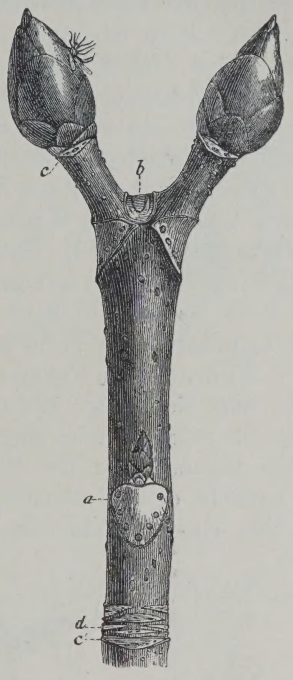


Fig. 101. Zweig der Rosskastanie. Die letzte Knospennarbe des Hauptsprosses liegt bei *d*; der zugehörige Trieb trug an seinem oberen Ende einen Blütenstand, welcher die Narbe *b* hinterlassen hat. *a* Blattnarbe mit den Spuren von sieben zu den sieben Teilblättchen laufenden Gefässbündeln. Die Knospen in den beiden obersten Laubblattachseln haben sich ausnahmsweise im gleichen Jahre wie der Muttersproß zu (kurzen) Trieben mit je zwei unvollkommenen Blättern (Narben bei *c*) entwickelt; daher erscheinen die beiden obersten Knospen gestielt. Ein gleiches Paar unvollkommener Blätter schliesst bei c^1 den Trieb des vorigen Jahres ab. (Döbner-Nobbe.)

48. Verschiedene Verzweigungsarten. Die an den Seiten eines Sprosses oder durch gabelige Verzweigung sich bildenden Triebe können sich auf drei verschiedene Arten weiter entwickeln, monopodial, gabelig und sympodial.

Monopodiale Verzweigung. Wenn die Hauptachse stetig kräftiger wächst als ihre Seitenachsen und unverändert die gleiche Hauptrichtung beibehält, so sprechen wir von monopodialer[1]) Verzweigung, weil wir es hier nur mit einem einzigen gemeinsamen, tragenden Fussstück, einer einfachen Achse („Einfussachse", Monopodium) zu tun haben (Tanne, [Fig. 100], Fichte, und die meisten Laubbäume, Cladophora [Seite 14] u. a.).

Gabelige Verzweigung. Eine Achse ist gabelig, wenn sie sich an ihrer Spitze in zwei oder mehrere gleich kräftige Zweige teilt, welche in anderer Richtung als die Hauptachse weiterwachsen und in der Regel gleich

[1]) μόνος einzig; πούς Fuss (Stamm ποδ).

grosse Winkel mit der ursprünglichen Wachstumsrichtung bilden. Je nach der Zahl der Zweige sprechen wir von Dichotomie (2 Zweige), Trichotomie (3 Zweige) und Polytomie. Gabelige Verzweigung kann zustande kommen: 1. dadurch, dass sich der Vegetationspunkt selbst (siehe S. 58) in zwei (gleiche oder ungleiche) Achsen teilt und dass die so entstandenen Knospen auch in anderen Richtungen weiterwachsen (manche Algen und Lebermoose Fig. 27 u. 28 auf S. 19); viel häufiger aber entsteht gabelige Verzweigung dadurch, dass 2. die Stammspitze abstirbt und Seitenzweige unterhalb dieser in anderer Richtung als die Hauptachse austreiben. Dieser Fall ist besonders häufig bei Pflanzen mit gegenständigen Blättern und endständigen Blüten oder Blütenständen, durch welche ja das Wachstum des betreffenden Triebes abgeschlossen wird (Rosskastanie Fig. 101, Syringa, Ahorn, Viscum, Caryophyllaceen). In den ältesten Erdperioden war gabelige Verzweigung (nach Potonié) viel allgemeiner als heute, sowohl in Blatt als Stamm; wir dürfen sie daher vielleicht als die ursprünglichste Form ansehen.

Sympodiale Verzweigung. Entwickelt sich eine Seitenachse in der Art, dass sie in der Richtung der Mutterachse fortwächst und gleichzeitig etwa die Stärke dieser letzteren annimmt, während der oberhalb der Seitenachse liegende Teil der Hauptachse zur Seite gedrängt wird oder abstirbt, so entsteht eine Kettenachse, ein Sympodium[1]); ein solches Sympodium ist aus einer Anzahl von Trieben zusammengesetzt, welche verschiedenen

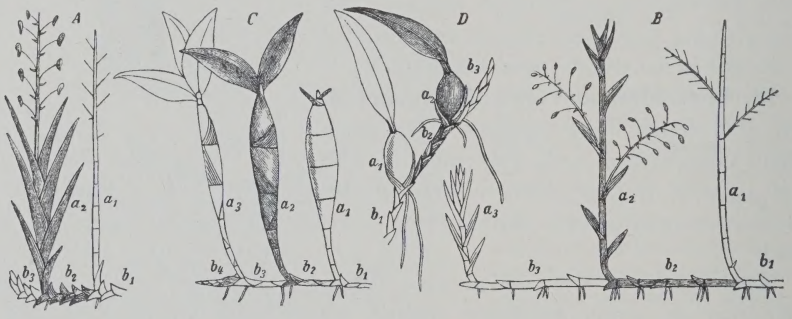


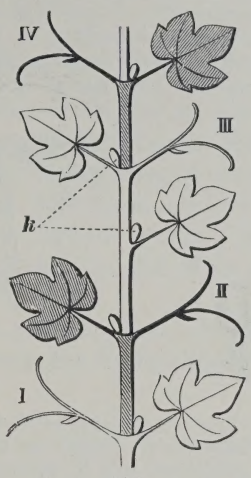
Fig. 102. Sympodiales Wachstum bei vier Arten von Orchideen. Die Fussstücke der Sprossachsen, welche das Sympodium bilden, sind mit *b*, die photophilen Stücke mit *a* bezeichnet. Die Sprossgenerationen sind abwechselnd weiss und schraffiert wiedergegeben. Die aufeinander folgenden Generationen tragen die Nummern *1*, *2*, *3* usf. (Pfitzer.)

Generationen angehören, aber scheinbar eine Achse bilden. Die Verzweigung selbst heisst sympodial. Hierher gehören viele Wurzelstöcke, wie bei Polygonatum multiflorum (Fig. 114) und vielen Orchideen (Fig. 102), ferner die blühenden Triebe vieler Solanaceen, deren Blütenstände scheinbar ohne Stützblatt gerade an den Seiten des Triebes stehen (Fig. 107), ebenso viele Wickel, z. B. bei den Boraginaceen, wahrscheinlich auch die Verzweigungen der Weinranken (Fig. 103, wo abwechselnd die Achsen weiss und schraffiert

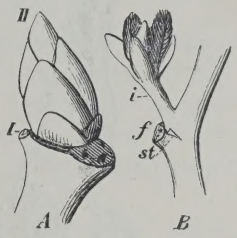
[1]) σύν zusammen, πούς Fuss.

gehalten sind); die Spitze jeder Achse wird zur Seite gedrängt und zur fadenförmigen Ranke umgewandelt.

Da die Enden der Jahrestriebe bei der Linde, der Weide, der Ulme (Fig. 104 *A*) und manchen anderen Bäumen frühzeitig zu Grunde gehen und abfallen, während die oberste Seitenknospe sie ersetzt und die Spitze des Triebes einnimmt, so werden die Laubtriebe hier zu Sympodien (in Fig. 104 *A* liegt bei I die Narbe des abgeworfenen Triebendes; II ist die Seitenknospe, an deren Grunde rechts die Narbe des Tragblattes erscheint.)



103



104

Fig. 103. Ein Rebenzweig schematisiert. *k* Knospen in den Laubblattachseln (Eichler). — Fig. 104. *A* Zweigspitze der Rüster *(Ulmus)*. *B* Stück eines Erlenzweiges mit austreibender Knospe. *f* die Narbe des Blattstieles, *st* die Narben der Nebenblätter; *i* Stiel der Knospe. (E. Warming.)

49. Verschiebungen. Gelegentlich treten ungewöhnliche Verzweigungsverhältnisse auf, welche wir als „Verschiebungen" bezeichnen. In einigen Fällen sitzt eine Seitenknospe scheinbar oben auf ihrem Tragblatte. So sitzt der Blütenstand von Helwingia (Fig. 105 *A*) ebenso wie der Blütenstand der Linde auf dem dünnen Stützblatt; die Achse des Blütenstandes aber ist deutlich durch das Blatt nach abwärts zu verfolgen (Fig. 106).

In anderen Fällen ist das Blatt scheinbar auf dem Achselsprosse inseriert. Diese Erscheinung finden wir bei mehreren Blütenständen (Thesium, Samolus, bestimmten Crassulaceen, Solanaceen, Nolanaceen; Fig. 105 *B*, *C*).

Diese Verschiebungen werden leichter verständlich, wenn man berücksichtigt, dass ein Blatt mit seiner Achselknospe an deren Basis mehr oder weniger zusammenhängt (Fig. 45). Durch ungewöhnliches Wachstum dieses gemeinsamen Teiles kommen nun die Verschiebungen zustande; im einen Falle schliesst sich das ausgewachsene Stück dem Habitus des Blattes, im anderen Falle dem Charakter des Sprosses an.

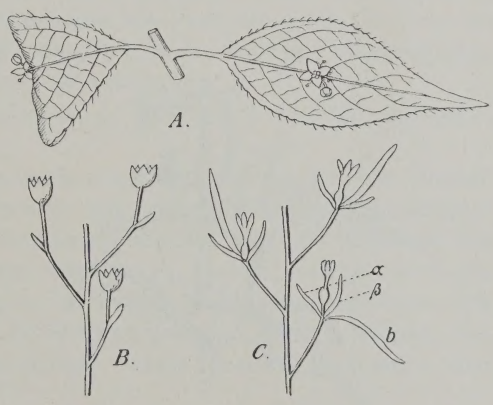
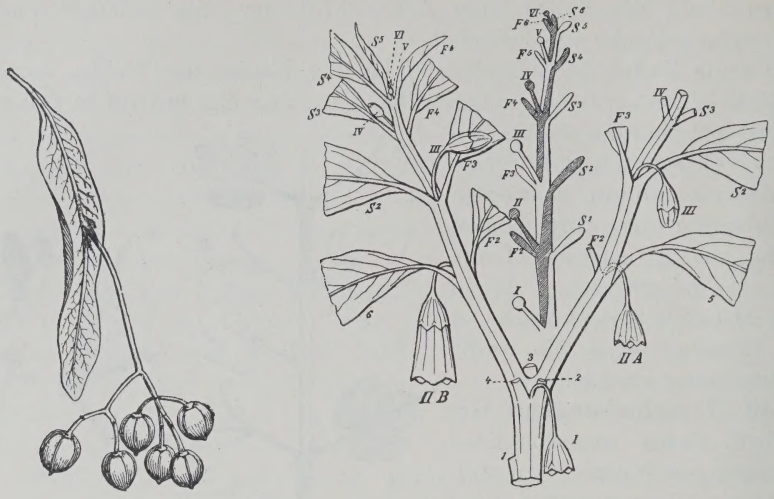
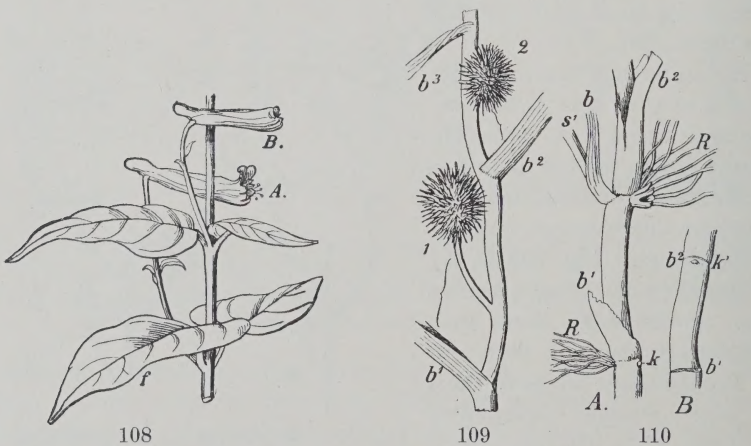


Fig. 105. *A* Zweigstück von *Helwingia japonica* (etwas verkleinert). *B* Teil einer Traube von *Samolus Valerandi* ($^1/_1$). *C* Teil einer Traube von *Thesium tenuifolium* ($^1/_1$). α und β sind Vorblätter, *b* das Stützblatt. (Reichenbach u. a.)



106 107

Fig. 106. Fruchtstand der Linde. (Wossidlo.) — Fig. 107. *Scopolia atropoides* (verkleinert). Die Hauptachse trägt in linksdrehender Spirale die Blätter *1*, *2*, *3*, *4*, *5* und *6* und endigt mit der Blüte *I* (in deren Kelchblättern sich die Spirale fortsetzt). Blatt *5* und *6* sind auf ihren Achseltrieb *II A* und *II B* „verschoben". Diese beiden Triebe und alle folgenden sind zweiblättrig und endigen mit Blüten; die beiden Blätter führen die Bezeichnung *F* (das untere) und *S* (das obere) und die gleiche Zahl wie die Blüte, welche den betr. Spross endigt. Das *S*-Blatt eines jeden Triebes verwächst mit seinem Achseltrieb und rückt auf diese Weise vom *F*-Blatte und der Blüte fort. Die beiden langen Zweige in der Figur sind also Sympodien von zweiblättrigen Trieben. Die schematische Figur in der Mitte gibt die Sprossgenerationen abwechselnd weiss und grau wieder. (E. Warming.)



108 109 110

Fig. 108. *Cuphea;* Blüte *B* gehört als Achselknospe zu Blatt *f*, Blüte *A* zu einem tiefer sitzenden Blatte. (Schnizlein.) — Fig. 109. *Sparganium simplex.* Blütenstand *1* gehört zu Blatt b^1, *2* zu Blatt b^2. (Reichenbach). — Fig. 110. *A* Rhizomstück von *Zostera;* der zu Blatt b^1 gehörige Spross ist s^1 (sein erstes Blatt ist *b*); unter der Rückseite eines jeden Blattes sitzt ein Büschel Adventivwurzeln. Auf der entgegengesetzten Seite sitzt unterhalb des Blattes b^1 eine Knospe *k*, welche zu dem nächstunteren Blatte gehört. *B* ein Rhizomstück; zum Blatte b^1 gehört die Knospe k^1. (E. Warming.)

Bei den Solanaceen treten merkwürdige Stellungsverhältnisse infolge zweier Eigentümlichkeiten auf: erstens durch die Verschiebung der Blätter auf ihre Achseltriebe und zweitens durch Sympodienbildung unter Verdrängung der Hauptachse, welche ihrerseits zu Blüte oder Blütenstand wird. Die Triebe sind z. B. bei Solanum Dulcamara und bei Lycopersicum mehrblättrig, häufiger aber zweiblättrig (Datura, Petunia, Scopolia, Solanum nigrum und andere). Gelegentlich wird das unterste Vorblatt (oder auch beide Vorblätter) unterdrückt (Physalis, Hyoscyamus niger). Ausserdem kommen besondere Verschiedenheiten dadurch zustande, dass in einigen Fällen nur ein Stützblatt (das oberste) verschoben wird, während in anderen zwei oder mehrere eine Verschiebung erleiden (siehe hierzu Fig. 107 mit Text).

Eine dritte Gruppe von Verschiebungen beruht dagegen auf besonders lebhaftem Wachstum der Sprossachse in der Gegend zwischen Tragblatt und Achselknospe; die Folge davon ist, dass diese letztere mehr oder weniger hoch über das zugehörige Blatt zu stehen kommt, ja in einigen Fällen (Cuphea, Zostera u. a.) sogar ganz oben in der Nähe des nächstfolgenden Knotens inseriert ist (Fig. 108, 109, 110).

Bei Carex arenaria, Eleocharis palustris und anderen Cyperaceen finden wir diese Erscheinung in Verbindung mit Sympodienbildung.

Kap. 10. Die gewöhnlichen Formen des vegetativen Sprosses und seine Lebensdauer.

50. Die Pflanze bezieht ihre Nahrung aus zwei Quellen, nämlich aus dem Erdboden (vermittels der Wurzeln oder anderer als solche fungierender Körper, siehe S. 21 und 28) und aus der Luft durch ihre grünen chlorophyllhaltigen Teile, bei den höheren Pflanzen speziell durch den belaubten Spross. Schon ein so einfacher Organismus wie Botrydium (Fig. 8 S. 8) ist in Übereinstimmung damit in einen wurzelähnlichen, farblosen unterirdischen und einen grünen oberirdischen Teil differenziert.

Der Bau des belaubten Sprosses ist oben auf S. 39—56 besprochen worden.

Manche Kormophyten besitzen ausser den Fortpflanzungssprossen (Blüten) nur belaubte Sprosse, welche höchstens mit Knospenschuppen ausgestattet sind; hierher gehören die einmal blühenden Kräuter und die Mehrzahl der Holzgewächse. Andere dagegen haben erdsuchende Sprosse, welche bestimmte Eigenschaften der Wurzeln annehmen; sie werden farblos und beteiligen sich unmittelbar oder häufiger durch Adventivwurzeln an der Aufnahme von Wasser und Nährstoffen aus dem Boden. Diese Sprosse bezeichnet man als geophil.

Der geophile Spross trägt vorwiegend Niederblätter (S. 55). Er verfolgt ganz andere Aufgaben als der Laubspross; er sorgt für die Überwinterung der Pflanze, er erweitert das Verbreitungsgebiet der Art, er speichert Nährstoffe für die Zeit des Austreibens usf. Zwischen den aufgeführten Formen des vegetativen Sprosses bestehen grosse morphologische Verschiedenheiten (z. B. in der Länge der Internodien, der Ausbildung und Stellung

der Blätter und der Achsen usw.), welche teils auf Vererbung beruhen, teils aus den Beziehungen zur Umgebung der Pflanze resultieren (Substrat, Klima).

Der höhere oder geringere Grad von Verholzung des Triebes und seine damit zusammenhängende Lebensdauer ist von grosser Bedeutung für die Lebensdauer des ganzen Sprosses und damit wieder für die Lebensdauer der ganzen Pflanze. Manche Triebe sind durchaus krautig und einjährig, d. h. sie sind weich, saftreich und durchleben nur eine Vegetationsperiode in erwachsenem Zustande; andere sind verholzt und überleben mehrere bis viele Vegetationsperioden, ja sogar Jahrhunderte (baumartige Sprosse). Manche Arten haben nur oberirdische, lichtsuchende (photophile) Sprosse, andere sowohl oberirdische als unterirdische Sprosse, an welchen Adventivwurzeln entspringen.

111

112

Fig. 111. Eine Pflanze von *Beta* am Ende der ersten Vegetationsperiode. (Baillon.) — Fig. 112. Trieb von *Beta* in der zweiten Vegetationsperiode, blühend. (Baillon.)

Nach diesen Verschiedenheiten können wir die Pflanzen in folgende Gruppen einteilen:

A. Kräuter. Die oberirdischen Sprosse sind stets krautartig.

1. Nur einmal fruktifizierende Pflanzen; alle Triebe sind photophil; geophile oder andere der Vermehrung dienende Sprosse kommen nicht vor. Der Fruchtansatz findet entweder im gleichen Jahre wie die Keimung (einjährige Pflanzen) oder im Jahre nach

dieser (zweijährige Pflanzen) oder endlich drei bis viele Jahre nach der Keimung (pleiocyklische Pflanzen) statt.

2. Mehrmals fruktifizierende Pflanzen führen Sprosse (meist geophil), welche von einer Wachstumsperiode zur anderen leben, während ihre anderen Triebe alljährlich absterben: mehrjährige Kräuter (Stauden, Zwiebel- und Knollengewächse).

B. Holzpflanzen (Bäume, Sträucher). Die photophilen Triebe verholzen, werden fest und widerstandsfähig und können viele Jahre lang am Leben bleiben. Geophile Sprosse sind (in der Regel) nicht vorhanden. Das gleiche Individuum kann zu vielen Malen fruktifizieren.

Dazu kommen noch einige meist tropische Formen von abweichendem Habitus, welche sich schwer in die genannten Kategorien einreihen lassen:

C. Pflanzen mit sukkulenten Stämmen, deren oberirdische Sprossachsen blattlos, ausserordentlich saftreich entwickelt sind und viele Jahre überdauern können, ohne wie die Stämme der Bäume wesentlich zu verholzen oder deren Grösse zu erreichen. Geophile Stammteile können vorkommen oder auch fehlen.

Eine scharfe Grenze gibt es zwischen diesen drei Gruppen nicht.

51. Kräuter, welche nur einmal fruktifizieren und darauf absterben (hapaxanthische oder monokarpe Pflanzen[1]).

A. Die einjährige (annuelle, monocyklische[2]) Pflanze, mit dem Zeichen ⊙ (z. B. Flachs, Hanf, Tabak, Gerste, Hafer, Stiefmütterchen usw.) ist im wesentlichen krautartig; sie keimt aus dem Samen, vollendet ihre gesamte Entwickelung und bringt neuen Samen hervor im Laufe einer einzigen Vegetationsperiode (von wenigen Monaten), worauf die ganze Pflanze mit Ausnahme des neugebildeten Samens abstirbt. Sie besitzt nur belaubte Sprossachsen mit gestreckten Internodien; diese Triebe verzweigen sich fast stets und bilden drei bis vier, wohl auch mehr, Sprossgenerationen in einer Vegetationsperiode (verzweigte Jahrestriebe). Ihre Knospen sind nackt. Von Blattarten kommen ausser den Blättern des Blütensprosses nur Keimblätter und Laubblätter vor. Meist endet schon die Hauptsprossachse mit einer Blüte. Die ganze Reservenahrung wird im Samen niedergelegt, welcher das einzige Vermehrungsmittel der Art darstellt. Die dikotylen Arten bilden meist nur eine Pfahlwurzel, während die monokotylen viele Adventivwurzeln besitzen (Faserwurzel).

B. Die zweijährige (dicyklische) Pflanze[3]), bezeichnet ⑵ oder ⊙⊙, hat mit der einjährigen insofern Ähnlichkeit, als sie wie jene nur einmal fruktifiziert und dann abstirbt. Ihr Leben erstreckt sich aber über zwei Vegetationsperioden (Jahre); der Same keimt im Frühling des ersten Jahres und die erwachsene Pflanze fruktifiziert und stirbt im Sommer des nächsten Jahres. Bei den Dikotylen entstehen im ersten Jahre am kurz-

---

[1]) ἅπαξ einmal, ἄνθος Blüte; μόνος einzig, καρπός Frucht.
[2]) μόνος einzig, κύκλος Kreis.
[3]) δίς zweimal.

gegliederten unverzweigten Stamme eine Menge von Laubblättern (Rosette); die ganze Tätigkeit der Pflanze ist während dieser Periode der Ernährung gewidmet, nur bei manchen Dikotylen wird der Überschuss bei der Nahrungsaufnahme in der Hauptwurzel gespeichert, welche damit zu einer sehr dicken („knollenförmigen") Pfahlwurzel sich ausbildet. Zu diesem Reserveorgan können das hypokotyle Glied und gelegentlich auch andere Stammteile einbezogen werden, z. B. Beta (Fig. 111). Solche angeschwollenen Wurzeln, in denen Nährstoffe zur Sprossentwickelung des nächsten Jahres abgelagert werden, heissen Speicherwurzeln.

Die zweijährige Pflanze überwintert in der Regel mit nackten Knospen, wobei die äusseren hinfälligen Laubblätter den inneren jüngeren Schutz gewähren. In der zweiten Vegetationsperiode werden dann Laubtriebe mit gestreckten Internodien gebildet, deren Hauptaufgabe in der Entwickelung von Blüte und Frucht besteht (Fig. 112); nach vollendetem Samenansatz stirbt das Ganze ab, und das einzige Verbreitungsmittel bleibt wie bei den einjährigen Pflanzen der Samen. Beispiele für diese Kategorie sind: Beta, Sellerie (Apium graveolens), Schierling (Conium maculatum), Pastinaca sativa, Gelbe Rübe (Daucus carota) und viele andere Umbelliferen, Königskerze (Verbascum), Natternkopf (Echium vulgare), Arten der Korbblüterfamilie (Compositen) wie Cichorium und der Kreuzblüterfamilie (Cruciferen) wie Rutabaga (Brassica Napus var.), weisse Rübe (Brassica Rapa var.), Winterroggen, Winterweizen u. a. (über den Rettich siehe Seite 79).

Bei einigen Pflanzen keimt der Samen im Herbst, und die erwachsene Pflanze fruktifiziert und stirbt schon im folgenden Frühjahre. Man nennt sie überwinternd einjährig (Zeichen ⊙).

Sie besitzen nur eine schwache Hauptwurzel, die Laubblätter aber halten sich den ganzen Winter hindurch frisch und grün, sodass sie jeden günstigen Augenblick zur Assimilation ausnützen können; vielleicht enthalten sie auch Reservestoffe (Draba verna, Saxifraga tridactylites, Arten der Gattung Erythraea usf.).

Zweijährige Pflanzen sind offenbar an rauhe oder mässig warme Klimate angepasst und finden sich meist unter mittelwarmen Breitegraden; in warmen Ländern fehlen sie. Wenn zweijährige Pflanzen, wie Beta, frühzeitig ausgesät werden, so können sie, falls die Vegetationsperiode lange genug dauert, schon im ersten Jahre zur Blüte kommen. Die mit einer Speicherwurzel ausgerüsteten dikotylen Kulturpflanzen, wie die gelbe Rübe und Runkelrübe (Zuckerrübe und andere Varietäten) sind durch Kultur wesentlich verändert.

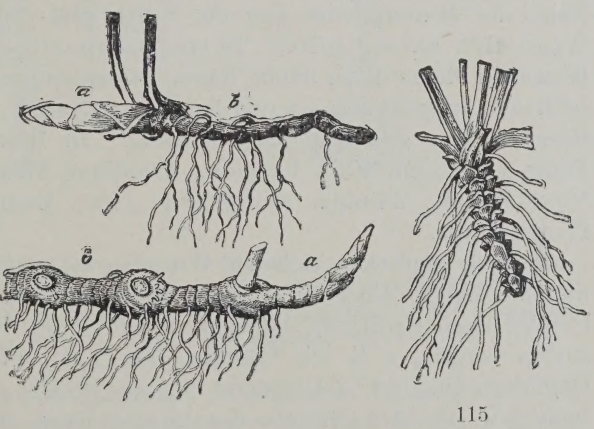
C. Pleiocyklische Gewächse, mit dem Zeichen (∞), gleichen den ein- und zweijährigen Pflanzen darin, dass ihr Leben nach der Blüte abschliesst und dass der Same das einzige Verbreitungsmittel darstellt; das vegetative Leben erstreckt sich aber hier mindestens über zwei, manchmal über viele Jahre. Im Bau des Sprosses stehen sie den Zweijährigen am nächsten, und diese letzteren können oft pleiocyklisch werden, wenn nämlich die Entwickelung der Blüte durch ungünstige Verhältnisse verhindert wird. Hierher gehören eine Reihe von Umbelliferen, Arten von Lappa, Cirsium, Carlina, Verbascum, Digitalis usw.

52. Ausdauernde Kräuter (perennierende oder polykarpe[1]) Kräuter; Stauden, Zwiebel- und Knollenpflanzen); Bezeichnung 4. Sie können des öfteren zur Blüte kommen, da sie alljährlich photophile (oberirdische) Triebe aus den ausdauernden, in oder auf dem Erdboden liegenden krautigen oder nur wenig verholzten Stammteilen (in den meisten Fällen geophilen Trieben) entwickeln. Bei den typischen perennierenden Kräutern sterben am Schlusse der Vegetationsperiode alle oberirdischen Teile vollständig ab; nach einer Ruhezeit (Winter, Trockenperiode) bilden sich neue Triebe in verhältnismässig sehr kurzer Zeit aus den ausdauernden Stammteilen. Die Vermehrung geschieht nicht nur durch Samen, sondern in vielen Fällen auch auf vegetativem Wege. Am Schlusse der Vegetationsperiode werden Reservenährstoffe nicht bloss im Samen, sondern auch in den überwinternden Sprossteilen, deren Lebensdauer übrigens ein bis viele Jahre währen kann, und oft auch in den Wurzeln abgelagert.

Die geophilen Triebe lassen sich in der Hauptsache auf drei verschiedene, natürlich nicht scharf gegeneinander abgegrenzte Typen zurückführen: Wurzelstöcke, Knollen und Zwiebeln.

53. Wurzelstöcke (Rhizome) entfernen sich am wenigsten von den gewöhnlichen Formen des Laubsprosses; sie sind stielrund und mehr oder weniger verzweigt. Zu eigentlichen Speicherorganen sind sie nicht besonders ausgebildet (sie sind nicht besonders angeschwollen oder verdickt); auch werden die schuppigen Blätter nicht zu fleischigen Speicherorganen.

Manche Rhizome stehen senkrecht im Boden und haben dann immer kurze Internodien (Primula, Fig. 115, Plantago, Ficaria, Cicuta, Succisa, Rumex u. a.); andere liegen wagerecht und besitzen dann oft, aber nicht immer, längere Internodien, wie bei Polygonatum multiflorum (Fig. 114), Anemone nemorosa (Fig. 113), Acorus Calamus, Iris, Ingwer (Zingiber officinale), Spargel (Asparagus officinalis), vielen Orchideen (Fig. 102 auf Seite 66) u. a. — Manche bilden Sympodien (Polygonatum, Anemone nemorosa, Primula elatior u. a.), andere (seltener) Monopodien (z. B. Plantago major, Hepatica triloba). Bei den sympodialen Rhizomen



115

Fig. 113 und 114. Horizontale Wurzelstöcke (Rhizome) *(Anemone* und *Polygonatum)*. (Wossidlo.) — Fig. 115. Vertikaler Wurzelstock *(Primula)*. (Wossidlo.)

[1]) πολύς viel, καρπός Frucht.

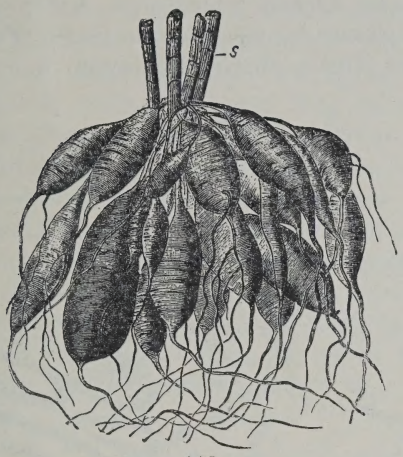
ist der Spross in zwei Abschnitte geteilt, ein (geophiles) Bodenstück, welches dem Leben in der Erde angepasst ist, und ein dem Leben an der Luft angepasstes oberirdisches (photophiles) Stück. Die in jedem Jahre neugebildeten Bodenstücke bilden zusammen den Wurzelstock (Fig. 102, S. 66); Einschnürungen an diesem lassen oft deutlich erkennen, wie viele Jahre er alt ist (Fig. 114).

In der Regel treten an den geophilen Sprossen zahlreiche Adventivwurzeln auf, manchmal an bestimmten Stellen und in regelmässiger Anordnung (Fig. 39, S. 24). Im Winter dienen die Rhizome als Speicher für Nahrungsstoffe; im allgemeinen sind sie als Überwinterungs- und Schutzorgane für die Art aufzufassen, Organe, welche durch ihr Leben unter der Erde weniger den Gefahren durch Austrocknung oder durch Angriffe von Tieren ausgesetzt sind. Die oberirdischen Teile gehen gewöhnlich nach Ablauf der Vegetationsperiode zugrunde.

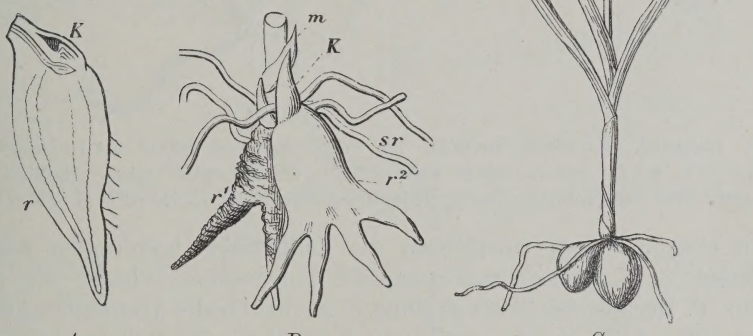
A. Senkrecht stehende Rhizome können eine kräftige, bleibende, gewöhnlich verzweigte Hauptwurzel, Pfahlwurzel, besitzen; diese stellt dann die einzige Wurzel der Pflanze dar, welche während der ganzen Lebenszeit des Individuums aushält (Arten von Plantago, Rumex, Potentilla, Chelidonium, Umbelliferen und Caryophyllaceen, Taraxacum, Centaurea, Armeria usw.). — Andere besitzen keine ausdauernde Hauptwurzel; diese geht frühzeitig zugrunde und wird durch Adventivwurzeln ersetzt. Der Wurzelstock stirbt später ebenfalls ab, so dass die Seitentriebe frei werden und zu neuen selbständigen Individuen auswachsen (Fig. 115). Hier liegt also zugleich vegetative Vermehrung vor; die Tochterpflanzen stehen aber in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze und die Fähigkeit der Art, auf vegetativem Wege sich auszubreiten, ist also nur gering. Pflanzen mit senkrechten Rhizomen bilden daher häufig Rasen, besonders wenn die oberirdischen Triebe zahlreich, aufrecht stehend und langgestreckt sind. Bei vielen finden wir auch Rosetten von grundständigen Blättern. In diese Gruppe gehören: Viele Farne (Athyrium Filix foemina, Aspidium Filix mas u. a.), Cynanchum Vincetoxicum, Primula elatior (Fig. 115), Leontodon autumnale, Alisma Plantago u. a.

Einige senkrecht stehende Wurzelstöcke verfügen nur über Saugwurzeln und kontraktile Wurzeln, während andere ausserdem noch dicke, oft keulenförmige Speicherwurzeln besitzen, welche einen reichen Vorrat an Reservestoffen bergen, z. B. die Georgine (Fig. 116), Ficaria, Orchis und andere Orchideen (Fig. 117), Corydalis fabacea, Oxalis esculenta, Convolvulus Batatas usw. — Am Grunde der unverzweigten Sprossachsen von Orchis, Ophrys und anderen Orchideen finden wir im Sommer jeweils zwei Knollen (Fig. 117 *B*, *C*), eine alte, bräunliche, geschrumpfte und entleerte Wurzelknolle (r^1), aus deren Nahrungsvorrat sich im Frühjahr der neue oberirdische Spross gebildet hat, und eine junge, weisse, glatte und feste Knolle (r^2), welche im laufenden Jahre entstanden ist. Diese Knolle ist als Adventivwurzel aufzufassen; sie trägt oben in einer Niederblattachsel eine Knospe, welche mit den Reservestoffen der diesjährigen Knolle den neuen

oberirdischen Spross des nächsten Jahres geben wird. Die nächstjährige Knolle geht aus einer unterhalb der Knospe entspringenden Adventivwurzel hervor. (Näheres in der Erklärung zu Fig. 117.)



116



117

Fig. 116. Georgine. (Lehrb. Strasburger usw.) — Fig. 117. *A* Wurzelknolle von *Platanthera* ($^1/_1$); bei *K* liegt die Knospe. *B* Unteres Sprossende von *Orchis maculata* (im Juni) mit der alten Knolle r^1 und der neuen r^2; *sr* Saugwurzeln; *k* Verjüngungsknospe für das nächste Jahr, welche mit r^2 in Verbindung steht. *C* Fliegenblume *(Ophrys)*. (Irmisch u. a.)

Ficaria verna hat einen aufrechten Wurzelstock. Am Grunde der an diesem Rhizom auftretenden Achselknospen brechen Wurzeln hervor (gewöhnlich nur eine an jeder Knospe), welche sich bedeutend schneller als die zugehörigen Knospen entwickeln und knollenförmig anschwellen. In der Regel leben sie von einem Frühjahre zum anderen; sie geben ihre Reservestoffe zur Ausbildung neuer Pflanzenteile ab und schrumpfen dann ein. Neben ihnen finden sich gewöhnliche Saugwurzeln.

B. Wagerechte Rhizome wachsen an dem einen Ende fort, während das andere Ende in entsprechendem Masse nach und nach abstirbt. Solche

Pflanzen erlangen damit die Fähigkeit, sich mehr oder weniger auszubreiten, und wenn die Rhizome sich reicher verzweigen, so resultieren daraus geschlossene Bestände von oberirdischen Trieben der betreffenden Art, welche oft grosse Landflächen bedecken; zu solchen geselligen Arten gehören Huflattich (Tussilago), dessen oberirdische Sprosse Rosetten tragen (Fig. 118), Schilfrohr (Phragmites), Brennnessel (Urtica dioïca), Equisetum u. a.

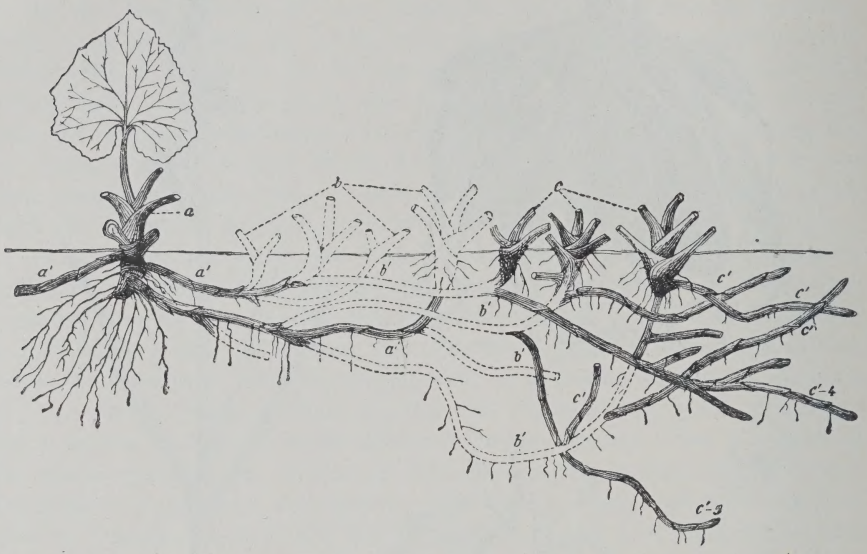


Fig. 118. Huflattich *(Tussilago Farfara).* Die Triebe des ersten Jahres sind schattiert wiedergegeben *(a—a')*, die des zweiten Jahres weiss *(b—b')*, die des dritten Jahres schattiert *(c—c')*. In allen drei Jahren sind photophile Triebe mit Blattrosetten gebildet worden *(a, b, c)*. (P. Nielsen.)

In einigen Fällen entspringen die Laubblätter unmittelbar aus dem Wurzelstock (z. B. bei vielen Farnen wie Polypodium vulgare [Fig. 56 auf Seite 36], P. Dryopteris, Pteris aquilina u. a., bei Oxalis Acetosella, Anemone nemorosa [Fig. 113], Adoxa usw.). In den allermeisten Fällen aber biegt sich das Ende des Rhizoms nach oben, bildet Laubblätter und treibt unter Umständen zugleich Blüten, so dass der Wurzelstock sympodial wird (Figur 114, 119).

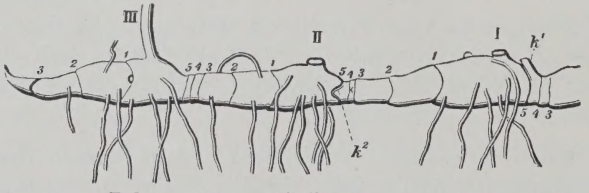


Fig. 119. *Polygonatum verticillatum.* Das Rhizom ist ein Beispiel für sympodiale Verzweigung mit einer bestimmten Anzahl von Blättern (5) auf jede Sympodiengeneration (*1—5* in der Figur). *I* und *II* Narben von oberirdischen Trieben aus früheren Jahren. *k* Knospen am Rhizom. (E. Warming.)

Die unterirdischen Triebe, zumal die horizontalstehenden, müssen naturgemäss alle wenigstens eine Zeitlang sich ihren Weg durch den Erdboden bahnen. Zum Schutze der Endknospe bei diesem Vordringen schliessen sich in einigen Fällen die Blätter des Triebes dicht und fest um dieselbe, und bei

manchen Gräsern und Halbgräsern (Cyperaceen) ist die Endknospe zu einer ziemlich scharfen Spitze ausgezogen, welche durch Zusammenrollen der vorderen Blätter zustande kommt (Fig. 119, 120 *D*); in anderen Fällen (Fig. 120 *B*) biegen sich die Blätter schützend über die Knospe. In wieder anderen Fällen ist der Spross etwas unterhalb der Spitze hakenförmig eingebogen, so dass also nicht die Spitze selbst, sondern ältere Teile vorausgeschoben werden und den Weg bahnen (Asperula, Mercurialis, Arten von Vicia (Fig. 120 *E*), Lathyrus, Pyrola (Fig. 120 *F*).

Horizontale Rhizome gleichen im Aussehen oft Wurzeln in hohem Grade und werden daher von Laien, wie es früher in der Medizin geschah, als Wurzeln („radices") bezeichnet. Manche Rhizome haben auch darin Ähnlichkeit mit Wurzeln, dass sie gleich diesen Nahrung aus der Erde ziehen; einige wenige besitzen auch Wurzelhaare, z. B. bei Equisetum. Bei ganz wurzellosen Orchideen (Coralliorrhiza, Epipogon), sowie bei der Lycopodiacee Psilotum, fällt dem geophilen Spross natürlich die Aufgabe zu, unmittelbar Nährstoffe aufzunehmen.

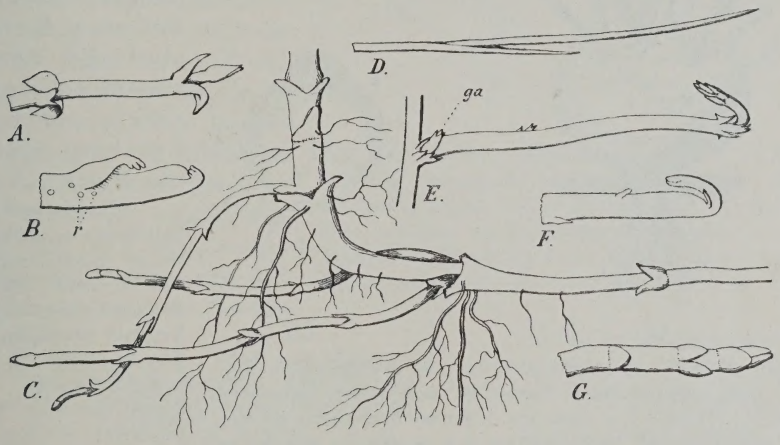


Fig. 120. Enden der unterirdischen Ausläufer von *Stellaria nemorum (A), Chrysoplenium alternifolium (B), Circaea lutetiana (C), Agropyrum (D), Vicia sepium (E), Pyrola umbellata (F), Lysimachia thyrsiflora (G).* *ga* Beiknospe; *r* Wurzeln. (E. Warming.)

Der unterirdische Ausläufer unterscheidet sich nur wenig vom horizontalen Rhizom; die Lage in der Erde ist die gleiche, dagegen ist der Ausläufer dünn und aus langgestreckten Internodien zusammengesetzt, da seine besondere Aufgabe die Ausbreitung der Pflanze bildet (sog. Wandersprosse, Fig. 120 *C*); er geht oft sehr frühzeitig, sogar in der Vegetationsperiode seiner Entstehung, zu Grunde, wenn er seine Aufgabe, die Endknospe möglichst weit von der Mutterpflanze wegzuführen, erfüllt hat. Die früh absterbenden Ausläufer besitzen gewöhnlich nur an der Spitze Wurzeln, und das überwinternde Sprossende ist häufig knollenförmig gestaltet und mit Vorräten für das nächste Jahr erfüllt (Kartoffel, Fig. 124 und 125, Trientalis

europaea, Circaea alpina, Stachys palustris usw.). Bei Epilobium palustre dagegen besitzen die Überwinterungsorgane den Bau einer Zwiebel.

Bei einigen Pflanzen spielen sprossbildende Wurzeln eine ähnliche biologische Rolle wie die horizontalen Rhizome und Ausläufer z. B. bei Cirsium arvense, Pyrola uniflora, Monotropa (Fig. 90, S. 59), bei Podostemaceen u. a.

54. Knollen und Zwiebeln weichen von den Rhizomen stark durch ihre dicke gedrungene Gestalt ab, welche im Zusammenhang steht mit den Mengen von Nahrungsvorräten und Schleim (Wasser), welche in ihnen angehäuft sein können. Sie sind vorzugsweise zuhause in Gegenden mit ausgesprochener, durch Hitze und Trockenheit charakterisierter Ruhezeit (Steppe, Wüste, Fels). Bei den Knollen sind die Sprossachsen selber verdickt, bei den Zwiebeln sind es die Blätter.

121 122

Fig. 121. Kohlrabi *(Brassica oleracea* var. *gongyloides)*; $(^1/_7)$. An der dick angeschwollenen Sprossachse sind grosse Blattnarben sichtbar. (Vilmorin.) — Fig. 122. *Crocus sativus.* 1 ist eine Knolle, von welcher die Blätter entfernt sind, so dass die Blattnarben sichtbar werden; *e* Knospe, *B* vertrockneter Hauptspross; *a—b* Verjüngungsknospe. 2 eine Knolle im Längsschnitt; zwischen den Blättern *a* und *b* liegt das längste Sprossstück; *h* Wurzel; *c* Gefässbündelstränge. (Irmisch.)

Knollen und Zwiebeln sind also nahrungsreiche Speicherorgane, welche beide sich zu den von ihnen ernährten Trieben verhalten können wie folgt: 1. Die Speicherorgane sind Teile des von ihnen ernährten Triebes (Zwiebeln von Tulipa, Gagea lutea u. a.). 2. Die Speicherorgane sind Teile von Trieben, welche ein oder mehrere Jahre älter sind als der von jenen ernährte (Zwiebel von Galanthus nivalis (Fig. 128), Knollen von Colchicum, Crocus (Fig. 122), Arum maculatum u. a.

55. Die Knolle (Stammknolle) ist ein kurzer dicker Sprossteil mit meist schuppenförmigen, dünnen Blättern; eine scharfe Grenze zwischen der Knolle und dem Rhizom lässt sich nie ziehen, da auch dieses oft verdickt und kurz sein kann. Die allermeisten Knollen sind unterirdisch (Kartoffel Fig. 124, Crocus Fig. 122, Helianthus tuberosus, Colchicum u. a.). Ein Beispiel für eine oberirdische Knolle bietet uns der Kohlrabi (Brassica oleracea gongyloides Fig. 121) und gewisse Orchideenknollen (Fig. 102 *C*, *D*, Seite 66). — Manche Knollen leben von einem Sommer bis zum nächsten

Frühjahr (z. B. Kartoffel, Arum maculatum, Crocus); andere sind mehrjährig (Eranthis hiemalis, Cyclamen, Corydalis cava, Carum Bulbocastanum und andere), und solche Knollen besitzen eigentlich nicht den Charakter eines Speicherorgans.

Eingliedrige Knollen bestehen nur aus einem Internodium (z. B. Colchicum und Fig. 102 *D*), welches bei Eranthis hiemalis, Cyclamen, Testudinaria aus dem Keimstengel hervorgeht. Dieselben Verhältnisse treffen wir beim Rettich (Raphanus sativus). Hier repräsentiert die Knolle nicht einmal den ganzen Keimstengel; die Oberhaut mit den äussersten Schichten der Rinde ist abgesprengt und lässt sich beim ausgewachsenen Rettich oben auf der Knolle noch in Gestalt zweier herabhängender Lappen nachweisen (Fig. 123).

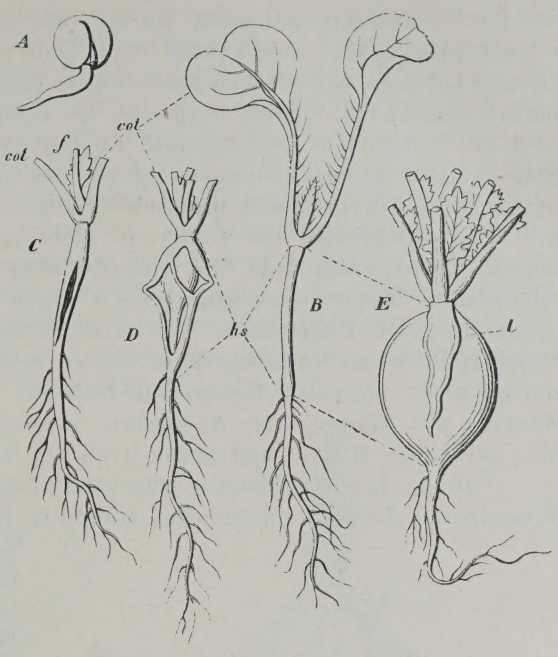


Fig. 123. Rettich *(Raphanus sativus)*. *A* Keimender Same; *B* Keimpflanze vor der Knollenbildung; *C*, *D*, *E* aufeinanderfolgende Entwickelungsstufen der Knolle; die Rinde zerreisst. *cot* Keimblätter (Kotyledonen); *f* die ersten Laubblätter, *hs* das hypokotyle Glied; *l* einer der abgelösten Rindenlappen. (*B*—*E* in natürlicher Grösse.) (Turpin.)

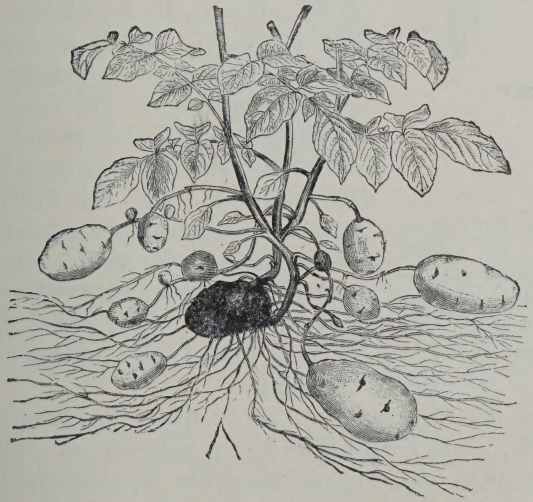


Fig. 124. Kartoffelpflanze. Die Mutterknolle ist schwarz gehalten. (Lehrb. Strasburger usw.)

Mehrgliedrig ist die Knolle beispielsweise bei Crocus (Fig. 122), Helianthus tuberosus, bei den Luftknollen vieler Orchideen (Fig. 102 *C*, Seite 66) und dem Kohlrabi (Fig. 121).

Bei der Keimung der Kartoffel (Solanum tuberosum Fig. 124, 125) entwickeln sich zwei oberirdische Keimblätter und ein langgliedriger belaubter Spross (Fig. 125 *A*); die Achselknospen der Keimblätter und manchmal auch höher stehen-

der Blätter wachsen zu langen, dünnen, mit schuppenförmigen Blättern besetzten „Ausläufern“ aus, welche in die Erde eindringen und sich hier verzweigen können. Gelegentlich gehen solche Triebe auch aus Adventivknospen hervor (Fig. 125 *A*). Später schwellen die Enden der Ausläufer im Verlaufe mehrerer Internodien knollenförmig an (Fig. 124, 125 *A*, *B*) und speichern Stärke. Die schuppenförmigen Blätter der fertigen Knolle verschwinden in der Regel frühzeitig und ihre Achselknospen, die sog. „Augen“, kommen mit dem Anschwellen der Knolle in mehr oder minder tiefe Gruben zu liegen. Die Knollen sind die einzigen überwinternden Stammteile. Im folgenden Frühjahr entwickeln sich die Augen zu photophilen Trieben, aus deren untersten Blattachseln neue knollentragende Ausläufer entspringen. Durch Häufeln der Kartoffelpflanze werden auch oberirdische Achselknospen, welche unter normalen Umständen belaubte Triebe hervorgebracht haben würden, zur Bildung von Ausläufern angeregt. Die Kartoffelknolle lebt also nur einige Monate und trägt niemals Wurzeln.

Crocus hat eine kugelig-scheibenförmige Knolle (Fig. 122), welche Wurzeln und häutige, bräunliche, frühzeitig in Fasern (Gefässbündel) sich auflösende Blätter trägt; werden diese letzteren entfernt, so kommen ringförmige Blattnarben zum Vorschein. Die Knolle wird in der Hauptsache von einem Internodium gebildet. An der Unterseite der Knolle ist noch die Narbe der Mutterknolle zu sehen, rings um welche die Wurzeln hervortreten. Die Knolle der blühenden Pflanze ist ein Teil des vorjährigen Sprosses, welcher das Speicherorgan für den Blütentrieb dieses Jahres darstellt; sie lebt nur von einem Jahre zum anderen. Die Endknospe erzeugt Laubblätter und Blüten (Fig. 122, 1 *B*); die neue Knolle entsteht aus einem Seitentrieb (Fig. 122, 1 *a*—*b*) in der Achsel des obersten Laubblattes.

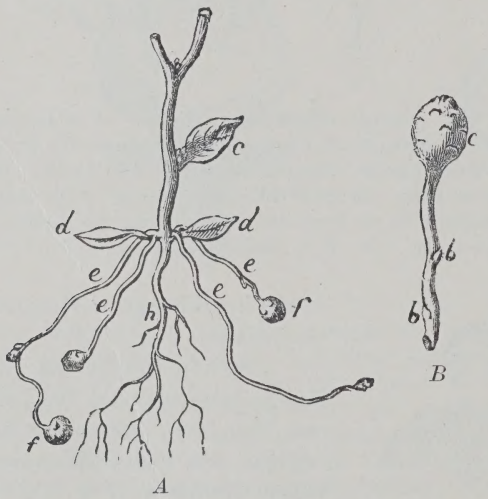
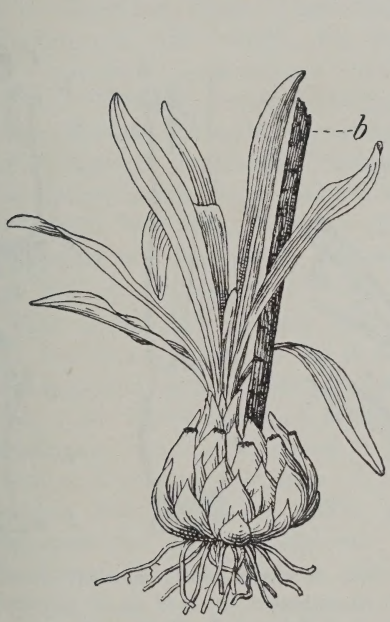


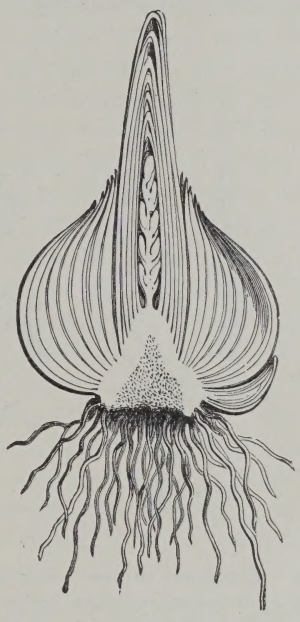
Fig. 125. Kartoffelpflanze *(Solanum tuberosum)*. *A* Keimpflanze ($^1/_1$); *h* Hauptwurzel; *c* das unterste Laubblatt; *d*—*d* Kotyledonen. Aus der Achsel jedes der beiden Keimblätter entspringen zwei Zweige, von denen der schwächere aus einer Reserveknospe stammt; *f*—*f* sind junge Knollen. *B* das Ende eines Ausläufers ($^2/_1$); *b*—*b* sind Niederblätter; *c* ist die junge Knolle. (Schleiden.)

56. Zwiebeln sind Sprosse mit Knospenform; sie bestehen aus einem äusserst kurzgliedrigen Stammteil, dem Zwiebelkuchen, welcher an der Unterseite der Zwiebel zu Tage tritt und von welchem die Wurzeln ausgehen (Fig. 127), und aus einer Anzahl dem Zwiebelkuchen aufsitzender (1 — vieler) Zwiebelschalen, d. h. dicken fleischigen, an Reservestoffen

reichen Nährblättern, welche später, nach Abgabe der Reservestoffe an die von ihnen ernährten Teile, zu dünnen bräunlichen Häuten zusammenschrumpfen. Die Schalen einiger Zwiebeln sind eiförmige Blätter, welche nur einen kleinen Teil des Sprosses umfassen (schuppige Zwiebeln z. B. der Lilien Fig. 126); andere umfassen scheidenförmig die ganze Zwiebel (tunicate Zwiebeln, z. B. Küchenzwiebel, Hyazinthe). Bei einigen sind alle Zwiebelschalen ganze Blätter, Niederblätter, z. B. bei der Tulpe, wo sämtliche Laubblätter an der verlängerten, oberirdischen Sprossachse sitzen; im allgemeinen aber sind die obersten in jedem Jahrestriebe keine ganzen Blätter, sondern nur der ausdauernde Blattgrund von Laubblättern, deren assimilierende, grüne, oberirdische Spreite abgeworfen wurde (Küchenzwiebel, Galanthus, Fritillaria, Lilium u. a.). Solche Zwiebelschalen tragen an ihrer oberen Kante eine bräunliche Narbe (Fig. 126, 128 *D*).



126



127

Fig. 126. Zwiebel einer Lilie. *b* ist der alte vertrocknete Trieb des letzten Jahres. Die mittleren Zwiebelschuppen bestehen nur aus dem Blattgrunde von Laubblättern; die grüne assimilierende Spreite ist abgeworfen und hat an der oberen Kante eine bräunliche, in der Figur schwarz wiedergegebene Narbe hinterlassen. Die zu alleroberst, unmittelbar unter den Laubblättern und die zu unterst sitzenden kleineren Schuppen sind reine Niederblätter. (Verkleinert). (E. Warming.) — Fig. 127. Hyazinthenzwiebel im Längsschnitt. An der Spitze des Zwiebelkuchens kommt der Blütenstand zum Vorschein. (Baillon.)

Die Hauptachse ist entweder in ihrem Wachstum unbegrenzt und die Blütentriebe dann seitenständig (Narcissus, Galanthus nivalis Fig. 128 *C*) oder häufiger begrenzt durch die Blütenbildung, sobald die Pflanze blühreif geworden ist (Fig. 127); die neue Zwiebel muss dann von einem Seitentriebe, in der Regel aus der Achsel einer der obersten Zwiebelschalen, gebildet werden (Fig. 126).

Jedes Jahr wächst entweder die Endknospe oder eine Seitenknospe zu einer neuen Zwiebel aus, welche den gleichen Bau besitzt wie die Mutterzwiebel; auf alle Fälle aber kommt die neue Zwiebel mitten in die alte zu liegen. Verbraucht sie bei ihrer Entwickelung die gesamte in der Mutterzwiebel aufgespeicherte Reservenahrung, so haben wir es mit einjährigen Zwiebeln zu tun, und alle Zwiebelschalen gehören zum gleichen Triebe wie die Blüte oder der Blütenstand (Tulipa, Gagea lutea, Saxifraga granulata, Oxalis tetraphylla). Werden dagegen nur die äussersten (ältesten) Schalen der Mutterzwiebel ausgeräumt, während die inneren zwei bis mehrere Jahre hindurch reich an Reservestoffen bleiben, so nennen wir die Zwiebel zwei- bis mehrjährig; die Blätter gehören dann mehreren Jahrestrieben an. Die Hyazinthe, Amaryllis, Scilla, Muscari und andere haben mehrjährige Zwiebeln; bei Galanthus nivalis, Fritillaria imperialis, Ornithogalum umbellatum u. a. sind die Zwiebeln zweijährig.

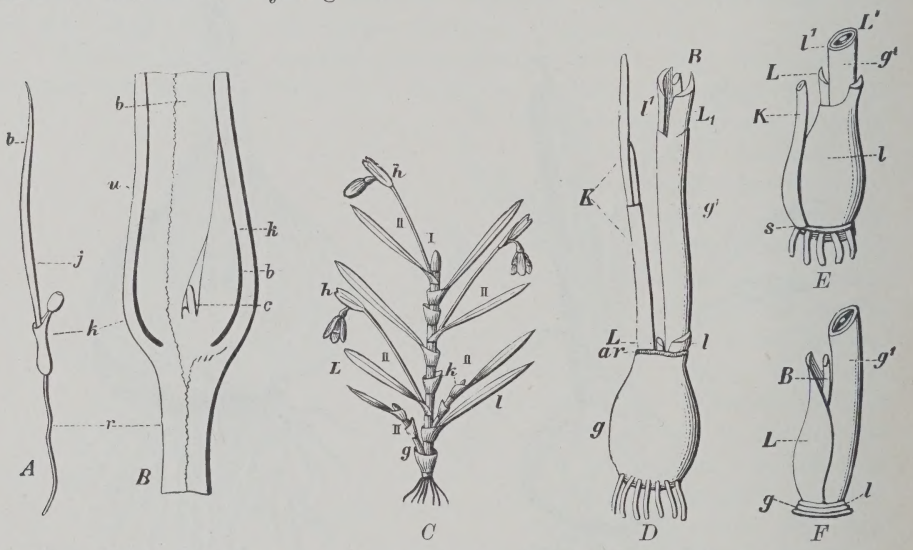


Fig. 128. *Galanthus nivalis.* *A* Keimpflanze ($^1/_1$). *B* vergrösserter Längsschnitt durch einen Teil von *A*. *k* Keimblatt, dessen Spitze im Samen eingeschlossen ist; in *B* ist der scheidenförmige Teil des Blattes auf beiden Seiten durchschnitten; *b*—*b* das erste Laubblatt; *c* das zweite Laubblatt; neben dem letzteren erscheint die Sprossspitze, welche im nächsten Jahre und ebenso in jedem folgenden ein Niederblatt und zwei Laubblätter bilden wird *(C)*; bei *j* Erdoberfläche; *r* Hauptwurzel, welche frühzeitig zu Grunde geht. *C* schematische Darstellung der Blattfolge und Zweigbildung; *g* das scheidenförmige Niederblatt; *l* und *L* die beiden Laubblätter des Jahrestriebes; *I* ist die Hauptachse, *II*—*II* Seitenachsen, entweder neue Zwiebeln oder Blüten. *D* blühende Zwiebel nach Entfernung der vertrockneten, häutigen, äusseren Blätter. Bezeichnungen wie bei *C*. *E* und *F* die gleiche Zwiebel wie in *D* nach Entfernung mehrerer Blätter. (Irmisch und Al. Braun.)

Ausser der Hauptknospe gelangen oft auch Knospen von anderen Blattachseln zur Entwickelung, welche kleinere, nicht unmittelbar blühreife Vermehrungszwiebeln geben; sie werden bei der Auflösung des Zwiebelkuchens, gelegentlich auch vorher, frei.

Zwiebeln sind besonders bei Monokotylen und, wie die Knollen, vorzugsweise in trockenen und heissen Klimaten mit langen regenlosen Perioden verbreitet. Ihre fleischigen, saftreichen Blätter bieten dem Austrocknen lange Zeit Widerstand. Bei uns machen die meisten Zwiebeln im Sommer eine Ruhezeit durch; ihre Entwickelung beginnt im Herbst, setzt sich im Winter fort, wenn die Kälte das Wachstum nicht unmöglich macht, und gestattet ihnen daher, ihre Blüten schon in sehr früher Jahreszeit zur Entfaltung zu bringen.

57. Geophile Pflanzen. Mit diesem Namen bezeichnet man (nach Areschougs Vorgang) die krautigen Pflanzen, welche ihre Verjüngungssprosse unter der Erdoberfläche anlegen und deren später photophil werdende Triebe also einen grösseren oder kleineren Teil ihres Lebens unter der Erde zubringen. Die allermeisten mehrjährigen Kräuter sind geophil. Wir finden sie vor allem in Gegenden, deren Klima eine Unterbrechung im Ernährungsleben der Pflanze mit sich bringt. Im Gegensatz hierzu könnte man die einjährigen und die Holzpflanzen als aërophile oder mit Göbel als photophile bezeichnen. Während einige Geophyten ihre Lichtsprosse bereits vollständig aus dem Knospenzustande hervortreten lassen, bevor sie an das Licht gelangen (Anemone nemorosa, Galanthus nivalis, Arum maculatum u. a.), gibt es andere, deren Sprosse in der Knospe eingeschlossen bleiben, so lange sie sich unter der Erde befinden (Hepatica, Pulmonaria officinalis u. a.), oder gar sich erst entfalten, nachdem sie über die Erdoberfläche hinaus gelangt sind (Asperula odorata, viele Umbelliferen, Liliifloren usw.).

Eine Reihe verschiedener Vorkehrungen stehen der Pflanze zur Verfügung, um den Durchbruch der Sprossspitze durch die Erde zu erleichtern und die jüngsten zarten Teile gegen Druck und mechanische Beschädigung von seiten der Erdpartikeln zu schützen; dahin gehören Biegung der Triebe in Hakenform, Knospenschuppen u. dergl., und zwar nicht bloss bei den horizontalen Rhizomen, wie oben (S. 76, 77) angeführt, sondern auch bei den vertikalen. Die besonderen Mittel zum Schutze der Knospen und zum Durchdringen der Erde stehen zum Teil in Beziehung zur Beschaffenheit des Erdbodens (lockerer Humus, zäher Thon usw.).

Schon oben (S. 27) wurde der auffallenden Erscheinung Erwähnung getan, dass viele Rhizome, Knollen und Zwiebeln nachträglich tiefer in den Boden hinabsinken. Diese von Darwin und anderen Forschern bereits früher untersuchte Eigentümlichkeit ist in neuerer Zeit namentlich von Rimbach beleuchtet worden. Es liegt hier eine Art Selbstregulierung vor, welche dafür sorgt, dass die geophilen Sprosse stets die gleiche, ihnen zusagende Tiefenlage beibehalten. Bei höherer Lage bilden sich Zugwurzeln mit grösserer Kontraktionsfähigkeit als bei tieferer Stellung. Nur bestimmte Wurzeln besitzen diese Fähigkeit; im übrigen spielt dabei auch der Entwickelungszustand (das Alter) der Pflanze eine Rolle. Nach Raunkiär und Massart steht auch das Licht durch Vermittlung des oberirdischen Sprosses in naher Beziehung zur Regulierung der Tiefenlage.

58. Holzgewächse (Bäume und Sträucher). Der mehrjährige verholzte Spross wirft von allen (ausgenommen Stammsukkulenten) am wenigsten von den in der Vegetationsperiode jeweils hervorgebrachten Teilen ab. Bei den Holzpflanzen bleiben die Triebe eben durch die Verholzung eine Reihe von Jahren hindurch widerstandsfähig, am Leben und in gegenseitiger Verbindung; die einzigen Teile, welche regelmässig alljährlich abgeworfen werden, sind die Blätter, seien es nun Laub- und Blütenblätter am Schlusse der Vegetations- und Blütezeit oder Knospenschuppen zu Beginn der Vegetationsperiode.

Die Blätter krautiger Pflanzen verwelken zugleich mit den Sprossachsen, gewöhnlich ohne sich von diesen abzulösen. Die Blätter baumartiger Pflanzen fallen ab und hinterlassen am Sprosse eine Blattnarbe, in welcher meist schon mit blossem Auge einige Punkte als Narben der abgeschnürten Gefässbündelstränge zu erkennen sind, z. B. an den jüngeren Zweigen der Rosskastanie und anderer Laubbäume (Fig. 101, S. 65, Fig. 61 *a*, S. 37), an den Stämmen der Baumfarne usw.

Eine Holzpflanze bezeichnen wir als Baum, wenn sie eine einfache, kräftige und hohe Sprossachse besitzt, welche erst in einer gewissen Höhe sich verzweigt und Laubblätter trägt (eine Krone bildet); wir sprechen von einem Strauch, wenn die Verzweigung schon tief unten beginnt. Der Baum tritt unter den folgenden beiden, wesentlich verschiedenen Formen auf, mit welchen eine Reihe morphologischer wie anatomischer Eigentümlichkeiten Hand in Hand gehen:

A. Der Palmentypus tritt uns bei Palmen, Cycadeen und Baumfarnen entgegen. Der meist kurzgliedrige Stamm verzweigt sich in der Regel nicht und trägt eine Krone von mächtigen, geteilten oder zusammengesetzten Blättern, deren Menge sich Jahr für Jahr ungefähr gleich bleibt. In Übereinstimmung damit nimmt auch weder die Anzahl der Leitungsstränge noch auch der Umfang des Stammes zu; mit anderen Worten, es findet kein Dickenwachstum statt. Die Endknospe ist offen. Adventivwurzeln, ebenfalls ohne Dickenwachstum, treten in grosser Anzahl auf. Die ganze Pflanze liesse sich mit einer Zwiebel mit baumartigem, langem, ausdauerndem Zwiebelkuchen vergleichen.

B. Nadel- und Laubbäume. Die Laubblätter sind bedeutend kleiner als bei der vorigen Gruppe, dafür aber um so zahlreicher, und der Stamm teilt sich in eine grosse Zahl von Ästen und Zweigen, so dass die Krone eine bedeutende von Jahr zu Jahr zunehmende Grösse erreichen kann. Im Zusammenhang mit den steigenden Anforderungen an die Tragkraft des Stammes und seine Leitungsfähigkeit für den Transport von Nährstoffen besitzen die Sprosse unbegrenztes Dickenwachstum; auch die Wurzeln nehmen an Länge und Dicke entsprechend zu. (Die Beziehungen zwischen Dickenwachstum des Stammes und Ausbildung der Krone treten deutlich hervor bei einer Anzahl von Monokotylen [Pandanus, Dracaena, Yucca, Aloë, Vellosia], welche sich durch verzweigte Kronen mit langen schmalen Blättern auszeichnen und deren Stamm im Gegensatz zu

allen anderen Monokotylen Dickenwachstum besitzt; dass dieses letztere von dem der Dikotylen wesentlich abweicht, ist dabei ohne Bedeutung.) Die Hauptwurzel dieser Bäume ist ausdauernd, pfahlförmig und stark verzweigt; Adventivwurzeln werden nicht gebildet. Die Sprossachse der Keimpflanze streckt sich in der Regel schnell ebenso wie bei den einjährigen Pflanzen; der ältere Spross umgibt sich mit Kork. Im Winter sind bei vielen hierher gehörenden Pflanzen die Knospen durch Schuppen geschützt (siehe S. 61 ff.).

Alljährlich (zur Zeit des Austreibens der Knospen) wird normaler Weise nur ein Satz unverzweigter Triebe, Jahrestriebe, entwickelt, deren untere Grenze an den Narben der Knospenschuppen kenntlich ist (siehe S. 62); darauf folgen, durch längere Internodien getrennt, die Laubblätter. Häufig nehmen die Internodien gegen die Spitze des Jahrestriebes an Länge zu, um dann an der Spitze selbst wieder kürzer zu werden (Fig. 130). Das Alter eines Zweiges ist also leicht nach der Anzahl der Knospennarben zu bestimmen (siehe Text zu Fig. 129).

Ausnahmen von der Regel, dass nur eine Generation von Trieben in jedem Jahre zur Entwickelung kommt, bilden a) Pflanzen, deren Blätter am Hauptspross nicht zu Laubblättern umgewandelt werden, z. B. Kiefer, Berberis u. a., und bei welchen an den verlängerten Hauptsprossen eine Generation von Kurztrieben gleichzeitig zur Ausbildung gelangt; b) mehrere unserer Laubbäume, welche in feuchten warmen Sommern oder infolge von Entblätterung oder auch aus anderen unbekannten Gründen im Juli bis August zum zweiten Male austreiben („Sommertriebe", „Johannistriebe"), so z. B. die Buche, die Eiche, der Feldahorn (Acer campestre), die Ulme, die Erle u. a.

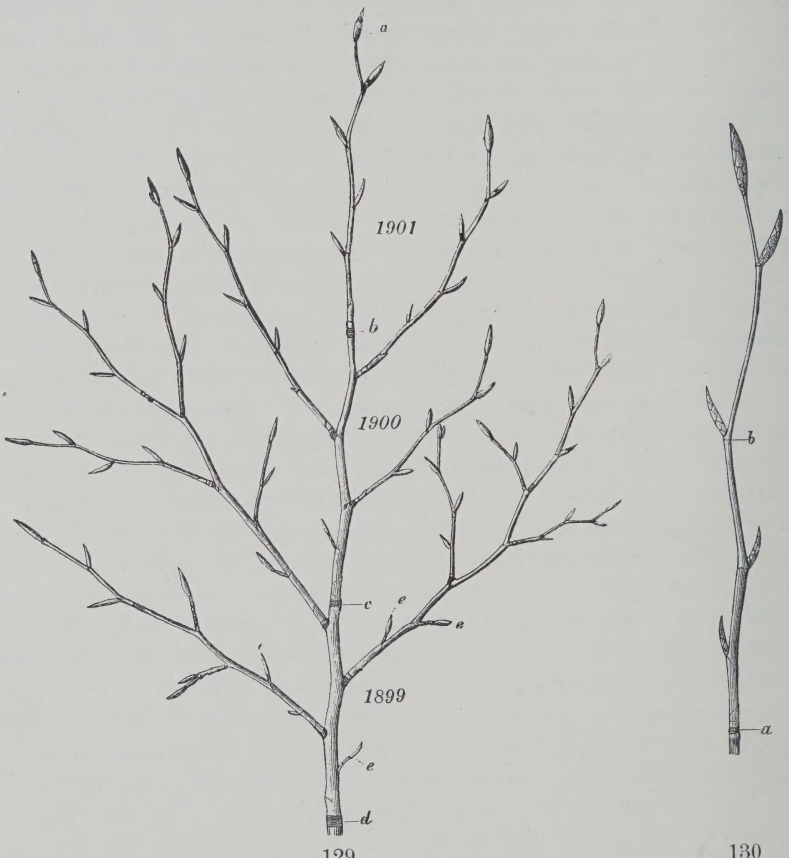
Die Knospen einer Pflanze stehen, wie schon oben (S. 57) berührt, untereinander im Konkurrenzkampfe um die Nahrung (Licht, Saftzufuhr). Die untersten Knospen eines Jahrestriebes von Holzpflanzen kommen oft gar nicht zur Entwickelung oder sie werden zu „schlafenden Augen", wenn sie nicht gerade dadurch besonders reichliche Nahrungszufuhr erhalten, dass der über ihnen stehende Teil des Triebes entfernt wird, oder endlich sie werden zu Kurztrieben. Die Seitenzweige werden nach und nach kräftiger, je höher sie am Jahrestriebe stehen (Ulmenzweig Fig. 137).

Unter Kurztrieben verstehen wir eine besondere Form kurzer Sprosse, welche bei manchen Holzpflanzen vorkommen. Im Gegensatz zu den langgestreckten Langtrieben haben sie nur kurze Internodien und Jahrestriebe und entsprechend langsames Wachstum. In der Regel verzweigen sie sich nicht und leben nur wenige Jahre. Bei den meisten Bäumen sitzen sie ganz unten am Jahrestriebe, wo die Lebensbedingungen am ungünstigsten sind; erhalten sie zufällig, etwa durch Zerstörung des über ihnen stehenden Triebes, reichlichere Nahrung, so können sie in manchen Fällen zu Langtrieben auswachsen.

Als Beispiele mögen die folgenden dienen:

A. Das Wachstum wird nach Bildung einer bestimmten Anzahl von Blättern eingestellt. Die Nadelbüschel der Kiefer sind Kurztriebe, welche an der ganzen Länge der Jahrestriebe stehen und, ausser den häutigen

Knospenschuppen an ihrer Basis, nur 2—3—5 nadelförmige Blätter hervorbringen, worauf das Wachstum aufhört (Fig. 68 *A*, S. 43); sie entstehen in den Achseln von Schuppenblättern im gleichen Jahre wie der Langtrieb, welcher sie trägt, und fallen nach etwa 3 (—8) Jahren ab. Die Knospen, welche für die Verzweigung des Stammes zu sorgen haben, sitzen alle vereinigt am Ende des Jahrestriebes. — Sciadopitys besitzt ähnliche zweiblättrige Kurztriebe, doch sind hier die beiden Nadeln zu einem Stück verwachsen. — Ein anderer Nadelbaum, die nordamerikanische Sumpfcypresse, Taxodium distichum, besitzt vielblättrige Kurztriebe, welche jährlich abgeworfen werden.

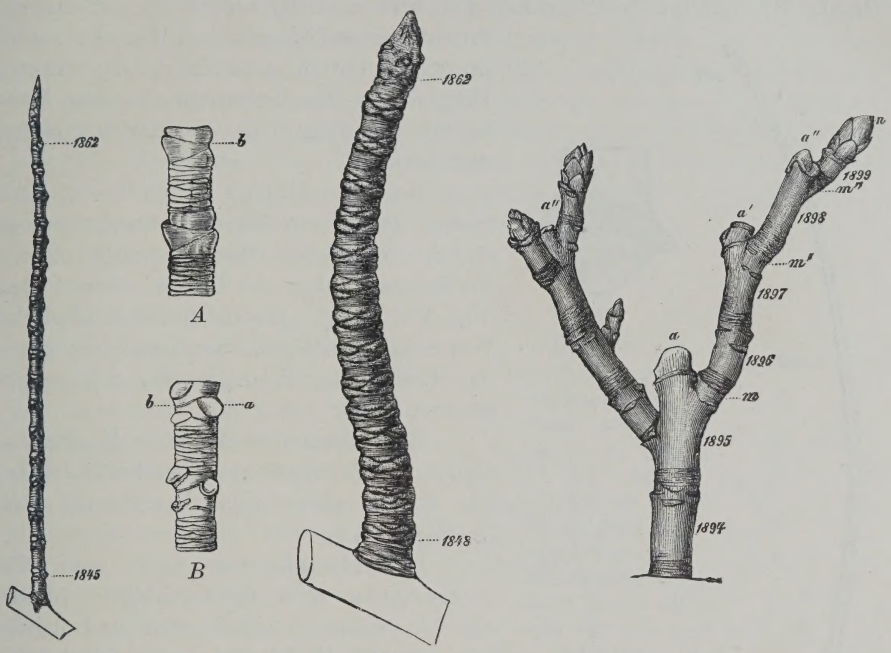


129 130

Fig. 129. Ein vierjähriger Buchenzweig. Die Knospennarben der Hauptachse sind mit *b*, *c* und *d* bezeichnet. Der Trieb des letzten Jahres (1901) trägt Knospen, der zweitletzte (1900) ein Jahr alte Zweige, der drittletzte (1899) zweijährige Zweige; unterhalb des letzteren ist ein kleines Stück des jetzt vierjährigen Triebes sichtbar. *e*—*e* sind Kurztriebe; sie sitzen jeweils am unteren Teil des Jahrestriebes. (1/4) (Oersted.) — Fig. 130. Ein einzelner Jahrestrieb der Buche. *a* Knospennarbe. (1/2). (Oersted.)

B. Die Kurztriebe setzen ihr Wachstum mehrere Jahre hindurch fort und bilden jährlich neue Blätter. Hierher gehört die Lärche, deren Kurztriebe kurz und knotenförmig sind und eine Menge von Blättern tragen,

ebenso Cedrus. — Die Buche (Fagus) besitzt mehrjährige Kurztriebe, welche alljährlich einige wenige Laubblätter und zugleich Blüten hervorbringen, wenn solche überhaupt zur Ausbildung gelangen (Fig. 82 auf S. 54, Fig. 129, Fig. 131; vergl. den Langtrieb Fig. 130). — An blühenden Ulmen sitzen die blütentragenden, laubblattlosen Kurztriebe an den unteren Teilen



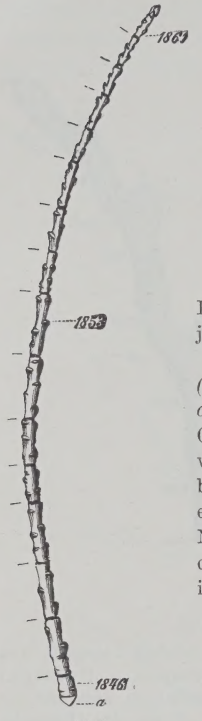
131 132 133 134

Fig. 131. Ein 19-jähriger Kurztrieb der Buche *(Fagus)*. Die runden Narben stammen von Laubblättern, die dazwischenliegenden schmalen, ringförmigen von Knospenschuppen. (Oersted.) — Fig. 132. Ein Stück von einem Buchenkurztrieb. *A* von der Unterseite, so dass nur die Narben der Knospenschuppen und der anderen Nebenblätter sichtbar sind; *B* von der Oberseite, an welcher die Narben der Blattstiele *(a)* stehen; die Narben *b* rühren von den Nebenblättern der Laubblätter her. (Oersted.) — Fig. 133. Ein 15-jähriger Kurztrieb von *Pyrus amygdaliformis*. Die Narben stammen wie in 132 *A* und *B* von Laubblättern und Knospenschuppen. (Oersted.) — Fig. 134. Ein 6-jähriger Kurztrieb des Birnbaums *(Pyrus communis)*; *a*, *a'* und *a''* Narben von Blütenständen herrührend. Die letzteren haben das Längenwachstum der Sprossachsen abgeschlossen; darnach hat Verzweigung stattgefunden. Die ringförmigen Narben stammen von Knospenschuppen, die übrigen von Laubblättern. (Oersted.)

der Jahrestriebe, welche daher im Alter nackt sind, während die Langtriebe weiter oben sitzen und um so kräftiger entwickelt sind, je höher oben sie stehen (Fig. 137). — Die Graupappel (Populus canescens) und andere Arten tragen 2—3 Fuss lange Kurztriebe, welche normalerweise im Herbst und Winter abgeworfen werden (Fig. 135, 136). — Bei Berberis sind die Blätter des verlängerten Hauptsprosses zu Dornen umgewandelt, also nicht assimilationsfähig (Fig. 158); die zugehörigen Achselknospen treiben aber im gleichen Jahre mit der Entstehung des Muttersprosses zu Kurztrieben mit Laubblättern aus. Die Blütenstände sitzen an den Kurztrieben.

Die Kurztriebe sind in verschiedenen Beziehungen von Bedeutung für die Pflanze; die einen vergrössern die Blattmenge der Pflanze und füllen die Zwischenräume der grossen Blätter und Langtriebe

aus (Blattmosaik, siehe oben S. 53), andere werden zu Dornen und dienen so zur Verteidigung der Pflanze, z. B. beim Schwarzdorn (Prunus spinosa) und dem Weissdorn (Crataegus oxyacantha) usw. Besonders häufig aber tragen gerade Kurztriebe die Blüten; mit der Hemmung der vegetativen Entwickelung geht eine Steigerung der reproduktiven Fähigkeiten Hand in Hand. Bei unseren gewöhnlichen Fruchtbäumen entwickeln sich Blüte und Frucht nur auf Kurztrieben (Fig. 133, 134). Im ganzen tritt also häufig die reproduktive Tätigkeit bei den Kurztrieben in dem Masse hervor, in welchem die vegetative Tätigkeit zurücktritt.



135

136

Fig. 135. Ein 16-jähriger Kurztrieb der Graupappel *(Populus canescens)* in $^1/_6$ nat. Grösse. Der Abwurf des Kurztriebes geschieht mit einer regelmässigen Narbenfläche, welche in nat. Grösse in Fig. 136 abgebildet ist. (Oersted.)

Der freiwillige Abwurf von Kurztrieben (oder von Zweigen überhaupt) geschieht oft durch Bildung einer eigenen Ablösungsschicht, z. B. bei der Pappel (Fig. 135, 136). Abwurf findet in ähnlicher Weise bei der Weide, der Eiche, der Ulme, der Esche, der Walnuss, der Kiefer und anderen statt.

Eine besondere Art von Kurztrieben stellen die Zweigdornen und Kladodien dar, welche später besprochen werden sollen (S. 93 ff., 110).

Die Holzpflanzen sind zum Teil immergrün, d. h. die Laubblätter bleiben ein bis mehrere Jahre grün und lebend (die meisten Nadelbäume, die Stechpalme [Ilex], Palmen und viele tropische Bäume); andere dagegen werfen regelmässig in jedem Herbst resp. jeder Trockenzeit alle Laubblätter ab.

Im Winter sind Stamm und Zweige der blattabwerfenden Bäume reichlich mit Nahrungsvorräten (Stärke, fettem Öl) angefüllt; zur Zeit des Knospenausschlages wird ein Teil dieser Vorräte (unter Bildung von Zucker) aufgelöst und verbraucht.

Für die Holzpflanze ist der Same das wichtigste oder einzige Vermehrungsorgan; sie kommt oft spät und nicht in jedem Jahre zur Blüte, besitzt aber in der Dauerhaftigkeit ihrer Sprosse ein Mittel, welches die daraus resultierenden Nachteile aufwiegt. Viele Arten besitzen übrigens auch in den Wurzelsprossen ein vorzügliches Mittel zur Ausbreitung, so z. B. die Graupappel (Populus canescens), Hippophaë und andere Elaeagnaceen.

59. Der Habitus eines Baumes hängt von verschiedenen Faktoren ab. Zum ersten tritt hier die oben (S. 84) besprochene Grundverschiedenheit zwischen den monokotylen Bäumen, den dikotylen Laubbäumen und den Nadelhölzern zu Tage, welche in der spezifischen Blattgestaltung und Ver-

zweigung ihren Grund hat. Betrachten wir aber hauptsächlich die dikotylen Bäume und die Nadelhölzer, so bestimmen ganz besonders die Stellungsverhältnisse der Knospen und die Zweigbildung die Unterschiede in der äusseren Erscheinung. In dieser Beziehung bestehen weitgehende Verschiedenheiten zwischen einer Kiefer, einer Fichte (siehe S. 56) und einer Lärche usw. Unter den Dikotylen gibt im wesentlichen die Stellung der Knospen, ob wechselständig oder gegenständig, dem jüngeren Sprosse das Gepräge; in zweiter Linie ist es von Einfluss, ob die Blüten endständig sind oder nicht. Bei gegenständiger Blattstellung kommt deutliche gabelige Verzweigung zustande (Rosskastanie [Fig. 101], Syringa). Endlich spielt auch der Winkel, unter welchem die Zweige von der Sprossachse ausgehen, eine Rolle; derselbe kann sehr spitz (z. B. bei Pyramidenbäumen) oder sehr stumpf sein, ja sogar beinahe 90° betragen (z. B. beim Vogelbeerbaum).

Die ursprünglichen Stellungsverhältnisse werden indessen frühzeitig gestört, und physiologische treten an ihre Stelle (Wiesner); tausende von Zweigen gehen nämlich zu Grunde und fallen früher oder später ab. Die Ursachen zu dieser Erscheinung liegen teils im Konkurrenzkampfe um den Nahrungsstrom, bei welchem die Stellung am Spross eine grosse Rolle spielt und infolgedessen eine Reihe von Zweigen von Anbeginn an schwach entwickelt ist (siehe S. 85), teils darin, dass selbst ausgebildete kräftige Zweige durch allzu dichte Beschattung durch andere Zweige zu Grunde gerichtet werden können. Überhaupt beeinflussen die Belichtungsverhältnisse in bedeutendem Masse die Physiognomie eines Baumes, denn alle Laubblätter und Zweige gehen zu Grunde, wenn sie nicht genügend belichtet werden, um Kohlensäure assimilieren zu können. Die höher oben stehenden Triebe des Baumes bringen also die tiefer stehenden zum Absterben und schaffen damit den Gegensatz zwischen Stamm und Krone. In der Beschattung durch die oberflächliche Belaubung liegt es auch begründet, dass im Innern der Krone keine beblätterten Zweige, sondern nur dicke, nackte Äste vorkommen, dass dagegen alle Zweige mit Laubblättern an der Oberfläche der Krone überall da verteilt sind, wo das Licht kräftig genug zur Assimilation ist. Unzählige

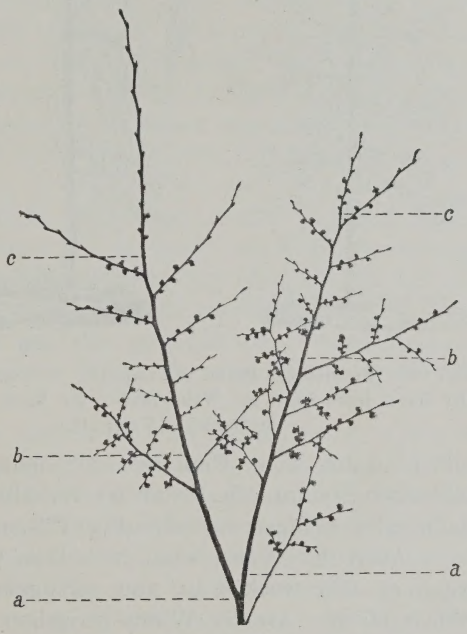


Fig. 137. Ein blühender Ulmenzweig. Der älteste Jahrestrieb reicht von *a* bis *b*, der nächste von *b* bis *c*; der jüngste (Blüten und belaubte Triebe) beginnt bei *c*. (Photogr. E. Warming.)

Zweige, welche früher in dem jetzigen Inneren der Krone sassen, sind von den neu hinzugekommenen beblätterten Ästen unterdrückt worden und später abgefallen.

Weiter aber wirkt auch die Umgebung des Baumes in hohem Masse auf seine äussere Erscheinung ein, besonders wenn sie die allseitige Belichtung desselben beeinträchtigt. Ein freistehender Baum wird im allgemeinen einen kürzeren Stamm und eine hohe, ungefähr eiförmige Krone bilden, welche nach allen Seiten gleichmässig entwickelt ist (Fig. 138); ein Baum am Waldrande dagegen wird auf der nach aussen gewandten Seite wesentlich intensiverer Beleuchtung ausgesetzt sein als auf der inneren und infolgedessen seine Krone nach der beleuchteten Seite auch kräftiger entwickeln (Fig. 139 links). Bäume, welche mitten im Walde stehen, also auf allen Seiten von anderen Bäumen umgeben sind, bilden unter dem Einflusse der mangelhaften Belichtung einen hohen schlanken Stamm; die Krone ist verhältnismässig klein und die Äste stehen mehr oder weniger aufrecht (Fig. 139 rechts).

138 139

Fig. 138. Freistehende Buche. (Vaupell.) — Fig. 139. Buchen. Der Baum links stand am Waldesrande, der Baum rechts mitten im Walde. (Vaupell.)

Auch der Wind kann in hohem Grade formbestimmend sein, zumal wenn er sehr trocken ist und vorzugsweise von einer bestimmten Seite zu wehen pflegt. An der Windseite gehen dann viele Zweige durch Austrocknung zu Grunde; Äste und Zweige des Baumes oder Strauches werden, besonders durch Sympodienbildung, gebogen und krumm, die Krone wölbt sich gleichmässig von der Windseite nach der geschützten Seite hin.

Kap. 11. Weitere Formen des vegetativen Sprosses und seine Anpassung an die Umgebung.

60. Im 8. Kapitel wurde hervorgehoben, wie das Streben nach günstigster Beleuchtung und damit möglichst lebhafter Kohlensäureassimilation sowohl der äusseren Gestalt des Laubtriebes wie der Form und Stellung seiner Blätter das Gepräge gibt, und im 10. Kapitel wurde darauf

hingewiesen, in wie enger Beziehung die äussere Erscheinung des Sprosses und die Verzweigung zur Lebensdauer des Pflanzenindividuums steht.

Wir haben nun noch zu erörtern, welche bedeutenden Formveränderungen der vegetative Spross unter der Einwirkung verschiedener Umgebung (Klima, Bodenart) und Ernährung erleiden kann und in welcher Weise ungewöhnliche Vegetationsformen entstehen.

Derjenige Faktor, welcher, abgesehen vom Lichte, die allergrösste Bedeutung für die äussere Gestaltung und den inneren Bau des Sprosses wie auch besonders des Laubblattes besitzt, ist das Wasser. Die eigenartigsten Sprossformen finden wir daher auf der einen Seite in Zusammenhang mit Wassermangel, auf der anderen Seite mit Wasserüberfluss; daraus ergibt sich eine Einteilung der Pflanzen in zwei extreme Gruppen: Xerophyten (an Trockenheit angepasste Pflanzen) und Hydrophyten (Wasser- und Sumpfpflanzen). Eine dritte Gruppe bilden die an besonders salzreichen Boden gebundenen Landpflanzen, die sog. Halophyten, und zu einer vierten Gruppe hat man endlich diejenigen Pflanzen zusammengefasst, welche derartige extreme Lebensbedingungen nicht lieben, sondern Standorte mit mittleren Verhältnissen vorziehen; man nennt diese Pflanzen Mesophyten. Diese letzteren bildeten den Hauptgegenstand des 8. Kapitels.

61. Anpassung an Trockenheit. Die Pflanze besitzt zweierlei Mittel, um gegen extreme Verhältnisse, denen sie in bezug auf Wasserversorgung und Verdunstung an ihrem Standorte (auf Felsen, bei epiphytischer Lebensweise, in Wüsten, in Steppen usw.) ausgesetzt sind, anzukämpfen; die einen suchen vor allem die Verdunstung auf das geringste Mass herabzusetzen, die anderen legen ausserdem noch in ihrem Inneren Wasservorräte für Zeiten der Not an.

A. Die Verdunstung wird, abgesehen vom anatomischen, später zu besprechenden Bau der Oberhaut, hauptsächlich herabgestimmt durch Verringerung der transpirierenden Flächen. Am weitesten gehen darin diejenigen Pflanzen, welche in der Trockenperiode die transpirierenden Organe ganz abwerfen, Tropophyten (Blattfall bei vielen Bäumen, Absterben aller oberirdischen Teile bei Zwiebel-, Knollen- und Rhizompflanzen, welche daher in der Steppe sehr verbreitet sind). Bei der Gestaltung des Sprosses aber zeigt sich dieses Prinzip besonders in der Reduktion der Blattgrösse. Grosse, dünne, dem Lichte zugewandte Blattflächen werden vermieden; dafür treten andere Blattformen auf: nadel- und linienförmige Blätter bei Nadelhölzern (Fig. 59, S. 36), Heidekraut, Ulex, Empetrum, Lycopodium u. a.; schuppenförmige Blätter bei Cypressen, Thuja, Tamarisken und ähnlichen Pflanzen; linienförmige, stielrunde und zusammengerollte (borstenförmige) Blätter bei vielen Dünen-, Heide- und Steppengräsern, z. B. bei der grauen Keulengranne (Weingärtneria [Corynephorus] canescens), beim Borstengras (Nardus), Schaf-Schwingel (Festuca ovina), der Drahtschmiele (Aira flexuosa) u. a.; oder endlich die Pflanzen werden vollkommen blattlos, d. h. die Blätter werden zu kleinen, physiologisch wertlosen Schuppen reduziert. In

diesem Falle, bei den sog. „blattlosen“ Pflanzen, übernimmt die Sprossachse die sonst den Blättern zufallende Assimilationstätigkeit und erhält an ihrer Oberfläche einen ähnlichen Bau, wie ihn die Blattoberseite zu haben pflegt (Palissadenparenchym); in diese Kategorie gehören die rutenartigen Triebe der Genista- und Spartium-Arten, von Casuarina, Ephedra und anderen, die saftigen Sprossachsen der Kakteen usw. Mit derselben Aufgabe, der Herabsetzung der Verdunstung, hängt auch eine Reihe anderer Einrichtungen, wie das Auftreten von Deckhaaren usw., zusammen, deren Besprechung in das Gebiet der ökologischen Pflanzengeographie gehört.

Bei vielen pflanzlichen Bewohnern trockener Gebiete stellen sich die Blätter steil nach oben, so dass sie in den Mittagsstunden von den Sonnenstrahlen in spitzem Winkel getroffen werden und weniger unter der stark erwärmenden, die Verdunstung fördernden Wirkung der Sonne zu leiden haben. Oft auch sind die Blätter von Xerophyten stark gefaltet und gefurcht, und die einzelnen Teile eingeschnittener Blätter richten sich steil aufwärts, so dass der gleiche Zweck erreicht wird. Bei anderen stellen sich die assimilierenden, blattartigen Organe auf die Kante, und zwar werden entweder die Spreiten durch Drehung des Stieles senkrecht gestellt (z. B. bei australischen Eucalyptus-Arten), oder der Blattstiel wird zu einem Phyllodium ausgebildet, d. h. zu einem blattähnlichen Körper, dessen eine Kante nach oben, die andere nach unten gewendet ist; gleichzeitig wird in letzterem Falle die Blattspreite unterdrückt (z. B. bei fast allen australischen Acacien (Fig. 140) und bei Oxalis bupleurifolia.

Fig. 140. Zweig von *Acacia*. *a* doppeltgefiedertes Blatt. *b* desgleichen mit beginnender Phyllodienbildung. *c* völlig ausgebild. Phyllodium. (Prantl?)

Auch die weiter unten (S. 93, 94) zu behandelnden Kladodien finden sich nur bei Arten, welche sich gegen allzu starke Verdunstung zu schützen haben.

Die gleiche Profilstellung der assimilierenden Flächen treffen wir bei den sogenannten Kompasspflanzen, wie z. B. Lactuca scariola bei uns und Silphium laciniatum in Nordamerika, wieder. Bei intensiver Belichtung stellen sich hier die Blattspreiten durch Beugungen und Drehungen senkrecht und gleichzeitig in zwei Längsreihen in eine Ebene, und zwar in den Meridian des Standortes ein, so dass sie nur von der Morgen- und Abendsonne beschienen, von der Mittagssonne aber nur gestreift werden; in milderer und besonders von oben kommender Beleuchtung sind die Blätter dagegen wie die unserer einheimischen Bäume wagrecht ausgebreitet.

B. Sukkulenten (Saftpflanzen) bilden die zweite Gruppe der Xerophyten; sie besitzen eigene Speichergewebe, welche mit Wasser oder schleimiger, das Wasser zäh festhaltender Flüssigkeit erfüllt sind. Die wasserreichen Teile werden dick, fleischig und mehr oder weniger einfach und plump von Gestalt. Die Sukkulenten sind zum weitaus grössten Teil mehrjährig; sie bilden eine Art Zwischenform zwischen Bäumen und Kräutern (S. 70ff.) und scheiden sich in zwei Gruppen:

1. Blattsukkulenten haben dicke, saftige Blätter, welche nur wenig breiter als dick, oft halbstielrund, ungeteilt, ganzrandig und ungestielt sind, z. B. Sedum album, acre u. a., Salsola u. a. Die Sprossachse ist in der Regel ziemlich kurzgliedrig und nicht von besonderer Dicke. Im Zusammenhang damit stehen die Blätter oft in Rosetten, z. B. beim Hauswurz (Sempervivum Fig. 52), bei Echeveria, Agave, Arten von Aloë und Mesembrianthemum. Die Blattsukkulenten entfernen sich weit weniger vom gewöhnlichen Bau des Triebes als die

2. Stammsukkulenten, welchen z. B. die Kakteen (Amerika) und die kaktusähnlichen Euphorbia- und Stapelia-Arten (hauptsächlich Südafrika) angehören. Hier sind die Sprossachsen selbst fleischig entwickelt, zumeist säulen- oder kugelförmig; die ganze Oberfläche trägt eine dünne Lage von grünem assimilierendem Gewebe, während das Innere farblos und reich an Schleim und Saft ist. Blätter werden wohl an der Stammspitze angelegt, entwickeln sich aber nicht weiter und verschwinden bald ganz, oder aber sie werden zu Dornen; die älteren Stammteile sind also blattlos. Bei den Sukkulenten überhaupt, vornehmlich aber bei den Stammsukkulenten, ist die Gesamtoberfläche gegenüber der Oberfläche des gewöhnlichen mit Laubblättern versehenen Sprosses bedeutend reduziert; wird sie gelegentlich durch hervorspringende Teile vergrössert, so geschieht dies durch dicke Rippen, Warzen u. dergl., wie z. B. bei manchen Kakteen. Die genannten Sukkulenten sind durchgehends mehrjährig.

(Über die Verschiedenheiten im anatomischen Bau, namentlich der Oberhaut, welche dazu dienen, durch Einschränkung der Verdunstung die Sukkulenten zum Leben in trockener Umgebung zu befähigen, wird in der Anatomie die Rede sein.)

62. Salzpflanzen (Halophyten), d. h. an stark salzhaltigen Boden gebundene Pflanzen, sind mehr oder weniger ausgesprochene Sukkulenten, bei welchen wir zum Teil den gleichen Bau wiederfinden, wie wir ihn besonders bei Blattsukkulenten, seltener bei Stammsukkulenten antreffen (z. B. die blattlose Salicornia). In diese Gruppe gehört namentlich eine Reihe von Chenopodiaceen.

Wie es scheint, erschwert der Salzgehalt des Bodens die Wasserversorgung der Pflanze und macht damit einen besonderen Schutz gegen starke Verdunstung notwendig.

63. Kladodien[1]) sind eine Art blattloser Kurztriebe mit frühzeitig erlöschendem Wachstum, welche bei dem Mangel an Laubblättern die

[1]) κλάδος Zweig.

Assimilations übernehmen. Bei Asparagus officinalis sind sie nadelförmig; die in Büscheln aus den Achseln der schuppenartigen Blätter an den Langtrieben des Spargelschosses hervortretenden Nadeln sind nämlich ebensoviele blattlose Zweige, welche nach einem bestimmten Verzweigungssystem entstehen und die Blüten tragen (Fig. 141 *A*, *B*). Die meisten Kladodien aber sind Flachsprosse, d. h. sie sind flach und dünn und ähneln in der Gestalt einem Laubblatte (Phyllokladien); das ist z. B. bei den vier anderen Gattungen der Asparageen der Fall. Bei Semele androgyna stehen die Blüten in den Achseln von Schuppenblättern auf dem Rande der Kladodien (Fig. 141 *E*), während sie bei Ruscus mitten auf der Fläche

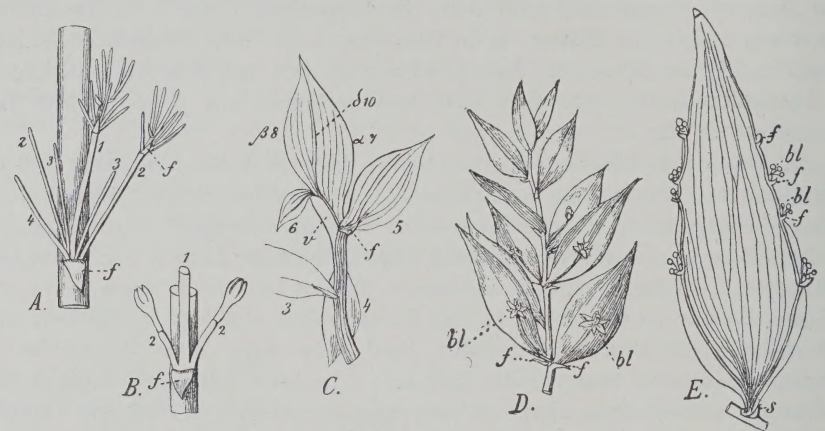


Fig. 141. Kladodien von Asparageen. *A* ein steriler Doppelwickel von *Asparagus*. *B* ebenso, blühend; *1*, *2*, *3* usw. bezeichnen die Sprossgenerationen. Bei *A* haben sich ausnahmsweise zwei Sprosse verzweigt; *f* schuppenförmige Stützblätter. *C* Spross mit terminalem Kladodium von *Ruscus aculeatus*; *3—10* sind die blattartig entwickelten Internodien. Im Endkladodium sind die Internodien mit α, β, γ (liegt auf der Rückseite des Triebes) und δ bezeichnet. *D* Zweig von *Ruscus aculeatus* mit Blüten *bl*; *f* Stützblätter der Flachtriebe. *E* Flachspross von *Semele androgyne* var. *emarginata*; *f* Blätter; *bl* Blütenstände; *s* Stützblatt. (Čelakovsky.)

des Kladodium entspringen (Fig. 141 *D*). Ihre Ähnlichkeit mit Laubblättern erstreckt sich hier bis auf den inneren Bau; die Gefässbündel (Nerven) liegen alle in einer Ebene und sind ebenso wie im Blatte orientiert. Bei einigen werden die Kladodien auch wie Blätter abgeworfen im Gegensatz zu den runden Sprossen des bleibenden Achsensystems der Pflanze. Bei Ruscus setzen sie sich aus mehreren Internodien zusammen, wie dies besonders deutlich bei den endständigen Kladodien hervortritt (Fig. 141 *C*). Andere Gattungen mit Kladodien sind: die Euphorbiacee Phyllanthus sect. Xylophylla (Fig. 142), die Polygonacee Coccoloba platyclada, die Papilionaceen Carmichaelia und Bossiaea, die Taxacee Phyllocladus; aus der Familie der Kakteen nähert sich ihnen Opuntia, deren Triebe dicke gegliederte Flachsprosse mit kleinen, stielrunden, frühzeitig abfallenden Blättern darstellen. Diese Flachsprosse haben eine kegelförmige Spitze von gewöhnlichem Aussehen und Bau.

64. Epiphyten[1]) nennen wir Pflanzen, welche festgeheftet auf anderen Pflanzen leben, ohne indessen von diesen ihre Nahrung zu beziehen. Die Epiphyten stehen also in scharfem Gegensatz zu den Parasiten, welche sich von der Pflanze ernähren, auf und in der sie leben. Bei uns machen den grössten Teil der auf anderen Pflanzen lebenden Gewächse Moose und Flechten aus; in Mengen aber und mit grossem Formenreichtum treten die Epiphyten in tropischen Ländern mit hoher Luftfeuchtigkeit und starken Niederschlägen auf. Wir finden hier Vertreter der verschiedensten Familien, von den Moosen und Flechten, Farnen und anderen Sporenpflanzen angefangen bis zu hochentwickelten Mono- und Dikotylen; unter diesen wieder sind hervorzuheben Bromeliaceen und Kakteen (in Amerika), Orchideen, Piperaceen usw. Sie leben vorzugsweise angeheftet an Stämme und Zweige; im tropischen Regenwald sind sie aber auch auf langlebigen Laubblättern nicht selten. Der Bau des Sprosses zeigt nach verschiedenen Richtungen hin Anpassungen an den Standort, an welchem besonders die Beschaffung von Wasser und mineralischer Nahrung erschwert sein muss, und es resultieren daraus in mancher Beziehung Ähnlichkeiten mit den erdbewohnenden Xerophyten. In dieser Gruppe sind sowohl Stamm- wie Blattsukkulenten vertreten, welche sich durch den besonderen Bau ihrer Oberhaut gegen zu starke Verdunstung schützen und, ganz wie Xerophyten, bei Wassermangel nur langsam welken. Auch besondere Einrichtungen zum Aufsaugen des Niederschlages und kleinster organischer oder anorganischer Teilchen, welche sie als Nährstoffe verwerten können, sind nicht selten. Dazu kommt die Notwendigkeit einer guten Befestigung auf dem Substrate. Alle diese Faktoren wirken auf den Bau des Sprosses ein; der Formenreichtum ist aber so ausserordentlich, dass sich allgemein Gültiges nicht darüber sagen lässt.

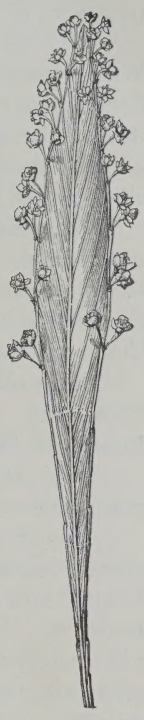


Fig. 142. Blütentragender Flachspross von *Xylophylla*. (Baillon.)

Die Asklepiadeengattung Dischidia besitzt unter anderen eigentümliche urnenförmige Blätter, deren morphologische Oberseite die Aussenseite der Urnen bildet. In den Urnen findet man stets Wasser, Reste von Tieren, Erde usw., und es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass dieser Urneninhalt eine wichtige Nahrungsquelle für die epiphytisch lebende Pflanze darstellt, da die Behälter stets von den eigenen Wurzeln der Pflanze durchwachsen sind. Zwischen den dicht zusammenschliessenden, rosettenbildenden Blättern der Bromeliaceen sammelt sich Wasser sowie organische und anorganische Materie; besonders hervorzuheben ist Tillandsia bulbosa. Hierher gehört auch die ganz wurzellose Tillandsia usneoïdes, deren Triebe reichlich mit schildförmigen Saughaaren besetzt sind.

---

[1]) ἐπί auf; φυτόν Pflanze.

65. Die **Wasserpflanzen und Sumpfpflanzen (Hydrophyten)** stehen in scharfem Gegensatz zu den Xerophyten und Halophyten. Die meisten sind Kräuter, viele davon mehrjährig; diese Erscheinung steht in Zusammenhang mit der das ganze Jahr hindurch im Wasser herrschenden Gleichmässigkeit der Temperatur. Das gilt vornehmlich von den echten Wasserpflanzen, von welchen im folgenden hauptsächlich die Rede ist.

Da die Stamm- und Blattteile, zumal bei untergetauchten (submersen) Wasserpflanzen, direkt Wasser aufnehmen können, so tritt damit die Bedeutung der Wurzel zurück; die Wurzel wird reduziert, verzweigt sich wenig oder gar nicht, bildet weniger oder keine Wurzelhaare, oder aber sie kommt überhaupt nicht zur Entwickelung (S. 28). Auch die Sprossachsen sind in der Regel ganz glatt.

In anatomischer Beziehung ist hervorzuheben, dass im Inneren grosse, miteinander in Verbindung stehende Lufträume auftreten, deren Aufgabe einmal in der Durchlüftung der Pflanze, dann aber darin besteht, den ganzen Körper des Organismus im Wasser flottierend zu erhalten. Alle verholzten Teile werden ebenso wie die Leitbündel reduziert.

Die photophilen Triebe sind oft sehr dünn und langgestreckt; da die Pflanze im umgebenden Wasser und in ihren Lufträumen genügend Halt findet, so besitzt sie weder Festigungsgewebe noch auch Dickenwachstum.

Bei den Laubblättern treffen wir verschiedene, an das Wasserleben angepasste Formen, von denen hier drei (siehe S. 48) hervorgehoben werden sollen.

Das Schwimmblatt ist bei den Seerosen (Nymphaeaceen), bei Hydrocharis, Potamogeton natans, Limnanthemum, Salvinia, Batrachium (Fig. 75), Lemna und anderen häufig vertreten; die Spreite ist flach, breit, sehr oft kreisrund, herz- oder nierenförmig, so dass das Blatt mit breiter Fläche auf dem Wasserspiegel aufliegt. Gelegentlich ist die Spreite schildförmig oder tief herzförmig, und der Stiel ist dann am Grunde des tiefen Einschnittes befestigt. Der gewöhnlich intakte Rand ist bei einigen aufwärts gebogen; starke Rippen auf der Unterseite verstärken und versteifen die ganz besonders mächtigen Formen, wie wir sie bei Victoria regia und Euryale ferox antreffen, und erhöhen die Tragkraft des Blattes, welche übrigens eine weitere Vermehrung durch grosse Lufträume im Blattinnern erfährt. Bei anderen wieder bilden stark luftgefüllte, aufgeblasene Blattstiele die wichtigsten Schwimmorgane (Trapa natans).

Das Bandblatt ist bandförmig und oft sehr lang, so dass es in stark bewegtem Wasser hin- und herwogen kann, ohne abzureissen; diese Bandblätter entspringen aus Wurzelstöcken oder kurzgliedrigen Laubsprossen am Grunde des Wassers (Zostera, Vallisneria und Tiefwasservarietäten von Alisma und Sagittaria).

Die dritte und eigentümlichste Art der Wasserblätter bildet das kiemenähnliche, d. h. in haarfeine Zipfel oder Abschnitte geteilte Blatt, welches an einem langgliedrigen, untergetauchten, verzweigten Trieb angeheftet ist. Das Prinzip der tierischen Kiemen findet sich hier wieder, und auch der Zweck der Einrichtung wird neben anderem der gleiche sein wie

dort, nämlich eine möglichst grosse Oberfläche in Berührung mit dem relativ luftarmen Medium zu bringen (Myriophyllum, Utricularia, Hottonia, Ceratophyllum, Salvinia [Fig. 57]; Wasserblätter bei Sium latifolium u. a.).

Einige Pflanzen besitzen, sogar an ein und derselben Sprossachse, gleichzeitig Schwimmblätter und haarförmig gespaltene Blätter, von welchen die ersteren auf der Wasseroberfläche schwimmen, die anderen untergetaucht sind, z. B. Batrachium (Fig. 75), Cabomba.

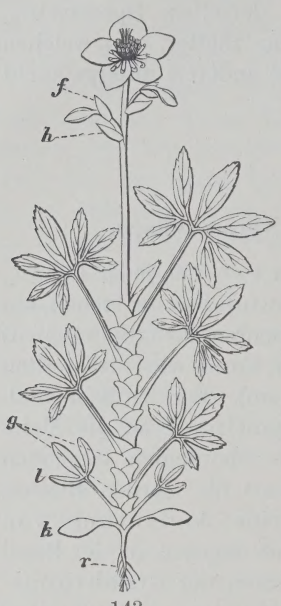
Kap. 12. Arbeitsteilung zwischen den Sprossachsen.

66. Nicht alle Formstufen von Blättern finden sich bei jeder Pflanze, geschweige denn an jeder Sprossachse. Die Moose und Farne stehen am tiefsten: sie besitzen nur Laubblätter, denn die Sporensäcke (Sporangien) der Farne sitzen auf Laubblättern von der gleichen Form wie die sterilen Blätter (ausgenommen z. B. Struthiopteris und Blechnum). Bei den Schachtelhalmen (Equisetinae) und den Bärlappen (Lycopodinae) ist die Metamorphose schon weiter durchgeführt; hier treten die Sporangien tragenden Blätter (die Sporophylle) unter anderen Formen auf als die sterilen Blätter, und bei den Schachtelhalmen finden wir sogar eine Andeutung von Hochblättern. Bei allen höheren Pflanzen sind dagegen in der Regel alle Formstufen vertreten; neben den besonderen Formen der Ernährungsblätter und der Fortpflanzungsblätter (Staubblätter, Fruchtblätter) stehen andere Blattformen, nämlich die Blätter der Blüte (Kelch und Krone) und Hochblätter. Immerhin sind nicht stets alle Blattformen in jeder Wachstumsperiode gleichzeitig vorhanden; es treten z. B. die Blätter des Fortpflanzungssprosses erst dann auf, wenn die Pflanze blühreif geworden ist. Ebensowenig sind etwa alle Blattformen, welche überhaupt der betreffenden Art eigentümlich sind, immer an jedem Spross, ja nicht einmal am Hauptspross gleichzeitig zu finden.

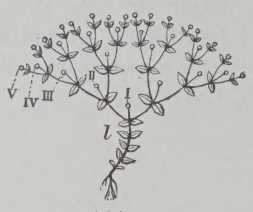
Sehr häufig tritt nämlich Arbeitsteilung ein, derart, dass einige Sprosse nur für Kohlensäureassimilation sorgen (diese können sich wieder, wie bei der Lärche, in Lang- und Kurztriebe differenzieren), andere Sprosse dagegen nur Hochblätter, wieder andere nur Blüten bilden; ausser diesen fungieren vielleicht noch andere als Speicherorgane. Alle diese Triebe folgen aufeinander nach einer für jede Art bestimmten Reihenfolge, der Sprossfolge. Nach der Anzahl notwendiger Sprossgenerationen bezeichnen wir die Pflanze als einachsig, zweiachsig, dreiachsig und vierachsig.

Bei einachsigen Pflanzen sitzen alle überhaupt an der Art vorkommenden Blattformen schon an der Hauptachse selbst; dasselbe gilt für alle anderen Sprosse, nur dass an diesen die Keimblätter fehlen. Die Sprosse enden mit Blüte oder Blütenstand, z. B. bei Helleborus (Fig. 143), Radiola millegrana (Fig. 144), Tulipa und anderen Liliaceen, beim Mohn (Papaver) und anderen. Die Hauptsprossachse repräsentiert also hier eigent-

lich die ganze Art; alle anderen Sprosse sind „unwesentlich", soweit die Blütenbildung ohne sie möglich ist. Immerhin können sie sehr charakteristisch und für die Art von grossem Werte als Bereicherungssprosse sein, welche einerseits dem Individuum zu kräftigerer Ernährung verhelfen und anderseits sehr wesentlich für die Physiognomie der Art sind (Fig. 144).



143



144

Fig. 143. *Helleborus niger*. Schematisiert. Nach den Keimblättern *(k)* folgen im ersten Jahre zwei Laubblätter *l*; jedes folgende Jahr bringt 2—4 Niederblätter *(g)* und 1 Laubblatt hervor, bis die Pflanze blühreif wird. *r* Hauptwurzel, *h* Hochblätter, *f* Vorblätter. (Al. Braun.) — Fig. 144. *Radiola millegrana* (verkleinert). Eine einachsige Pflanze, welche eine grosse Anzahl „unwesentlicher", für den Habitus der ganzen Pflanze aber sehr charakteristischer „Bereicherungssprosse" besitzt. Die Hauptachse *I* endigt mit einer Blüte; die folgenden Sprossgenerationen sind *II*, *III*, *IV* und *V*. (Al. Braun.)

Zweiachsige Pflanzen besitzen eine unbegrenzt fortwachsende Hauptachse, welche nur Niederblätter, Laubblätter und gelegentlich auch Hochblätter trägt, während die Blüten an der Spitze von Sprossachsen zweiter Ordnung stehen. (Beispiele: Primula, Adoxa, Hepatica, Paris quadrifolia, Galanthus nivalis [Fig. 128], Viola hirta und manche Orchideen [Fig. 102 *A*, S. 66]).

Dreiachsige Pflanzen: Die Hauptachse trägt Nieder- und Laubblätter, die Achsen zweiter Ordnung Hochblätter und die Achsen dritter Ordnung Blüten, z. B. bei gewissen Orchideen (Fig. 102 *B*, S 66), beim Wegerich (Plantago), bei Veronica Chamaedrys und Viola silvatica.

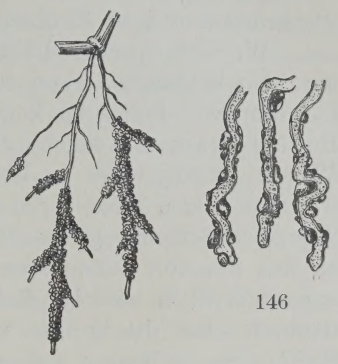
Vierachsige Pflanzen: Trifolium montanum.

Die eben beschriebenen Verhältnisse besitzen unter anderem systematische Bedeutung; so ist Viola canina zweiachsig und Viola silvatica dreiachsig. Im übrigen aber können Pflanzen mit gleicher Sprossfolge ganz verschieden aussehen; die Sprossfolge ist nicht bestimmend für die allgemeine Erscheinung der Pflanze.

Kap. 13. Die Festheftung der Pflanze.

67. In lockerer Erde (Humus, Sand, lehmigem Boden, Schlamm) wird die Pflanze, wie auf S. 26 besprochen, mit Hilfe von langen, fadenförmigen und mehr oder weniger reich verzweigten Organen (Mycelien, Rhizoïden, Wurzeln) befestigt. Bei den Wurzeln übernehmen besonders die Wurzelhaare diese Aufgabe; sie legen sich sehr dicht und

fest an die Erdpartikeln, umfassen diese mit lappigen Auswüchsen und befestigen sich an ihnen durch Verschleimung der äussersten Schicht der Membran (Fig. 145, 146). Gerade die Haargürtel der Wurzeln besorgen die eigentliche Verankerung. Auch die Rhizoïden sind imstande, sich an die Erdteilchen festzuheften.



145 146

Fig. 145. Wurzeln der Quecke mit anhaftenden Erdteilchen. — Fig. 146. Wurzelhaare mit daran festhängenden Erdpartikeln. (Mangin.)

Pflanzen auf steinigem Grund. Viele Pflanzen, namentlich Thallophyten, sowohl Luft- als Wasserpflanzen, leben unmittelbar auf Felsen und Steine angeheftet. Eine reiche Mannigfaltigkeit der Formen zeigen die Algen, bei denen Haftorgane in grosser Reinheit auftreten, da hier die Funktion der Nahrungsaufnahme aus dem Substrat wegfällt und ausserdem viele Algen in der heftigen Brandung und den starken Strömungen der Küste ganz besonderer Anheftungsorgane bedürfen; die epiphytisch wachsenden sind dem Losreissen weniger ausgesetzt. In den einfachsten Fällen handelt es sich um wurzelhaarähnliche Zellen, welche aus dem Thallus hervorwachsen, ganz wie Wurzelhaare sich lappig zu Haftscheiben ausbreiten und sich mit einer klebrigen Aussonderung an die harte Unterlage anheften (Fig. 147 *A*, *B*, *C*). Die Haftorgane treten hier in der Hauptsache unter zwei Formen auf; die Zellen breiten sich entweder fingerförmig aus (Fig. 147 *E*), oder sie bilden mehr eine kreisrunde, wenn auch

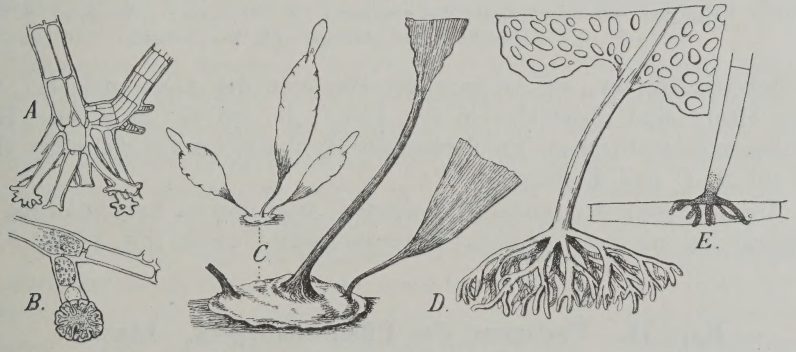


Fig. 147. Haftorgane verschiedener Algen. *A Polysiphonia nigrescens. B Spermothamnion Turneri. C Laminaria solidungula* (die grosse Figur ca. $^1/_3$); die Haftscheibe ist durch Verschmelzen der „radices scutatae" dreier Exemplare entstanden. *D Agarum Turneri. E Pithopora Roettleri.* (*A*, *B* nach Rosenvinge, *C* nach J. Agardh, *D* nach Harvey und *E* nach Wittrock.)

stark gelappte Haftscheibe (Fig. 147 *B*). Grosse Algen entwickeln kräftigere, dicke vielzellige Haftorgane (Hapteren) von den genannten zwei Typen, also fingerförmig verzweigte Haftorgane (Fig. 24 u. 147 *D*) und die einfache kreisrunde Haftscheibe, welche ganz ausserordentlich fest an die Unterlage

angekittet ist (Fig. 19; 147 *C*). Am weitesten gehen die Arten, deren krustiges Lager mit der ganzen Fläche fest an den Stein angewachsen ist (z. B. Lithothamnion, Lithophyllum, Lithoderma, Hildenbrandia rosea usw.).

Flechten haben oft zahlreiche, aber einfacher gebaute Haftorgane; die krustenförmigen Flechten sind der Unterlage dicht angewachsen.

Wurzeltragende Pflanzen können sich in der Regel nicht unmittelbar am Stein befestigen, wenn dieser nicht von Rissen durchzogen ist, in welche die Wurzeln eindringen können. Eine merkwürdige Ausnahme bilden die Podostemaceen, welche auf Steinen und Felsen in stark strömendem Wasser, vorzugsweise in Wasserfällen, also unter ähnlichen Verhältnissen wie viele Algen leben. Sie erinnern auch in anderer Beziehung lebhaft an Algen, so dass mit grosser Wahrscheinlichkeit ihre Formen als Anpassungen an den Standort aufzufassen sind. Die Wurzeln spielen bei manchen eine ausserordentlich wichtige Rolle, einmal als Assimilationswurzeln und ferner dadurch, dass die Sprosse normalerweise von ihnen ausgehen (Fig. 44 auf S. 27). Sie befestigen sich am steinigen Grunde teils mit Hafthaaren, teils

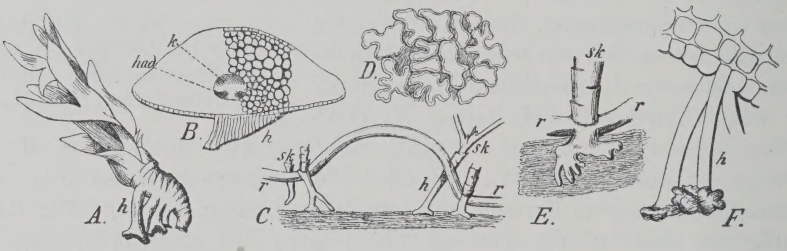


Fig. 148. Haftorgane von verschiedenen Podostemaceen. *h* Haftorgane; *r* Wurzeln; *sk* Spross. In *B* ist *k* Kollenchym, *had* Hadrom. (E. Warming.)

mit dickeren Körpern, welche ganz den Hapteren der Algen gleichen. (Einzellige Haare sind abgebildet in Fig. 148 *F*, *B*, wo sie in grosser Menge geschlossen hervorbrechen, Endflächen der Hafthaare bei *D*; vielzellige Haare sind bei *A*, *C* und *E* dargestellt.)

Die am weitesten metamorphosierten Arten haben krustenförmig ausgebreitete und mit der Unterlage fest verwachsene Wurzeln (Fig. 44 auf S. 27).

Kap. 14. Festigung des Pflanzenkörpers. Lianen.

68. Jede Pflanze muss notwendigerweise eine bestimmte Festigkeit und Steifheit aller Teile besitzen, um sich mit Zweigen, Blättern usw. aufrecht halten zu können, und die Festigkeit steht naturgemäss in bestimmtem Verhältnis zur Grösse der Pflanze und den Kräften, welche am unmittelbarsten auf sie einwirken, nämlich Zug und Druck durch Schwerkraft und Wind (im Meere durch Wellenschlag und Strömung). Das gilt für einzellige Pflanzen genau ebenso wie für die aus Millionen von Zellen aufgebauten. Die von der Pflanze zu ihrer Versteifung angewandten Mittel

sind vornehmlich: 1. Turgor, 2. Festigungsgewebe, 3. Äussere Formverhältnisse.

Ein sehr wesentliches Mittel zur inneren Festigung der krautigen Pflanzenteile bildet der Turgor der Zellen, von welchem in der Zellenlehre eingehender die Rede sein wird. Dieser Turgor kommt durch Stoffaustausch zwischen dem Inhalte der Zelle und deren Umgebung zustande, infolgedessen die Zelle in krautigen Pflanzenteilen unter geeigneten Bedingungen prall gefüllt und die Zellwand in straffer Ausspannung erhalten wird. Für Blätter z. B. ist der Turgor eines der wichtigsten Versteifungsmittel. Dass die Turgescenz mit dem Wasserreichtum des Organes in engster Beziehung steht, zeigt sich deutlich, wenn die Wassermenge der Pflanze durch zu starke Verdunstung verringert wird; die Pflanze welkt und die jungen, krautigen Triebe und Blätter hängen schlaff herab.

Die Turgescenz der Zellen ist indessen nicht imstande, alle Forderungen an Steifheit und Tragfähigkeit zu erfüllen, welche ein grosser Pflanzenkörper stellt. Schon oben (S. 10) wurde erwähnt, dass in der Natur keine einzelligen Organismen über die Grösse einer Caulerpa hinaus vorkommen. Grössere Körper verlangen einen anderen Aufbau, und das erste Mittel, das die Natur hierfür anwendet, ist die Abteilung des Innenraumes der Pflanze durch Wände. Die Zellwände (Zellmembranen) versteifen und stützen die Pflanze resp. deren Teile. Für grosse Pflanzenkörper jedoch ist auch die einfache Abteilung des Innern durch zahlreiche zarte Wände nicht mehr ausreichend; hier kommt es zur Ausbildung besonders differenzierter Zellen mit dicken, starken Wänden, welche ausschliesslich festigend wirken sollen und in der Pflanze nach mechanischen Prinzipien angeordnet sind. Die Vereinigung solcher Zellen bezeichnet die Gewebslehre als mechanisches oder Festigungsgewebe.

Aber auch im äusseren Aufbau der Pflanze finden wir festigende und versteifende Faktoren. So wurde oben ausgeführt (S. 84), wie die Verschiedenheit zwischen dem Palmentypus und der Krone dikotyler Bäume im engen Zusammenhang damit steht, dass der Stamm der letzteren, im Gegensatz zum Palmentypus, stetig in die Dicke wachsen muss, um den immer steigenden Anforderungen an seine Tragfähigkeit zu genügen.

Von weiteren mit der Aufgabe der Versteifung zusammenhängenden Besonderheiten sind die folgenden anzuführen. Viele krautige Sprossachsen tragen an ihrer Oberfläche Rippen (z. B. Beta und andere Chenopodiaceen, viele Umbelliferen) und erhöhen so ihre Widerstandsfähigkeit; wir finden daher Rippen auch nur an oberirdischen Trieben, während sie an unterirdischen Sprossen stets fehlen. Bei gewissen mächtigen tropischen Bäumen entspringen an der Basis des Stammes hohe, brettförmige Wurzeln, welche offenbar zur Verstrebung der Stammsäule dienen und mehr oder weniger weit über den Boden hinlaufen. Noch deutlicher tritt der genannte Zweck bei den Stützwurzeln zu Tage, welche von Stämmen und Ästen ausgehen und sich meist in Bogenform in die Erde senken, so dass sie dem schwachen Stamme als Stütze dienen und diesen nicht selten

durch ihr Längenwachstum ganz aus der Erde herausheben. Die Tragfähigkeit der Stützwurzeln erhöht sich oft sehr wesentlich dadurch, dass sie sich wiederholt gabelig verzweigen (Fig. 149). Diese Stützwurzeln finden sich bei einer Reihe von Palmen, bei Feigenarten (Ficus religiosa u. a.), bei Pandanus, und sind besonders bekannt von den Rhizophoren aus den Mangrovesümpfen tropischer Küsten (Fig. 149).

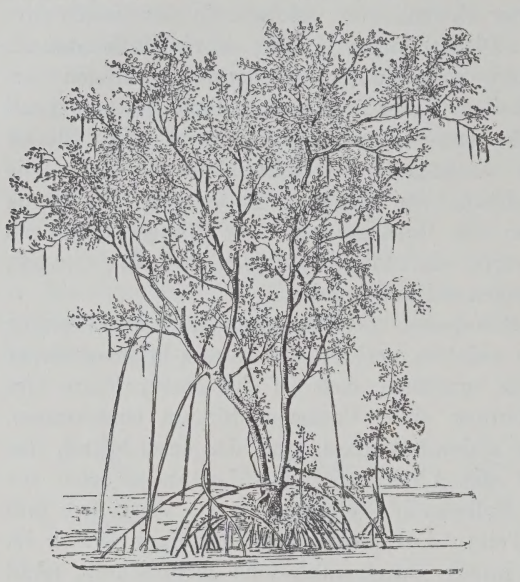


Fig. 149. *Rhizophora Mangle;* die aus der Krone herabhängenden, langen dünnen Körper sind die bereits in der Frucht sich entwickelnden Keimpflanzen. (Oersted.)

Blattscheiden spielen eine wichtige Rolle zur Versteifung bei vielen Gräsern und Halbgräsern, bei denen sie den Stengel dicht und fest umschliessen (vergl. S. 30).

Bei Armeria findet sich eine wachsende Region an der Spitze des Schaftes, welcher den Blütenstand trägt; diese Region wird durch Verlängerungen geschützt, welche von den Hochblättern aus nach unten gehen.

Bei den Blättern geschieht die Festigung, abgesehen von der Turgescenz, teils durch die Nerven, teils durch besondere Festigungsgewebe und endlich durch bestimmte Formverhältnisse. Als Beispiele für die letzteren sind anzuführen: die Rinnenform, welche bei den Blättern vieler Gräser und Halbgräser, Bromeliaceen und anderer Pflanzen sowie bei grösseren Blattstielen häufig ist; die Faltung bei breitblättrigen Waldgräsern und bei einigen Palmengattungen (Prinzip des Wellblechs); die kräftigen Rippen, welche an der Unterseite sehr vieler Blätter dem Laufe der Hauptnerven folgen und um so stärker sich entwickeln, je grösser die Blattspreite ist, am mächtigsten z. B. beim Pisang, bei der Victoria regia und Euryale ferox, an deren Schwimmblättern die dicksten Rippen 3—4 cm hoch vorspringen. (Bei sukkulenten Blättern fehlen Rippen vollständig; hier gibt die Form selbst dem Blatte genügenden Halt.)

Die Erklärung für die versteifende Wirkung dieser und vieler anderer (innerer) Faktoren liegt darin, dass die Teile eines Körpers um so kräftigeren Widerstand gegen Biegung leisten, je weiter sie von der Mittelachse, der „neutralen" Achse des Körpers, entfernt liegen; diese rein mechanischen Prinzipien sollen im anatomischen Teile näher betrachtet werden.

Die grösste Mehrzahl der Pflanzensprossachsen kann sich, ob sie nun krautig oder verholzt sind, aus eigener Kraft heraus aufrecht halten; eine

Ausnahme bilden die Pflanzen, welche man mit dem Ausdruck Lianen zusammenfassen kann, und deren Stämme zu langgestreckt, dünn und schwach sind, um ohne Stütze aufrecht stehen zu können.

69. Lianen. In dichtem und hohem Bestande, also besonders in Wald und Busch, stehen die Pflanzen untereinander im Kampfe um das Licht. Unter der Einwirkung dieser Konkurrenz haben sich eigenartige Formen, Lianen, entwickelt, welche durch Vermittelung besonderer Einrichtungen an stämmigen Pflanzen oder anderen Körpern kletternd in die Höhe und damit zu reichlicherem Lichtgenusse gelangen können. Die einen vermögen an dickeren Körpern wie Baumstämmen und Felsen empor zu klettern, während andere nur dünne Stützen verwerten können und durch besonderen Bau dazu eingerichtet sind. Im übrigen fassen wir unter dem Namen Lianen sowohl krautige wie verholzte, schlingende und -kletternde Arten zusammen.

In Europa besitzen wir nur wenige holzige Lianen, nämlich den Epheu (Hedera), Arten von Lonicera, Clematis, Rubus und Rosa, Solanum Dulcamara und den Rebstock (Vitis); von krautigen Pflanzen aber gehört eine ganze Anzahl hierher, z. B. Hopfen, Winde (Convolvulus), Galium Aparine, Bryonia, Erbse, Wicke usw.

Die Lianen lassen sich in vier Gruppen teilen: 1. Halblianen, 2. Wurzelkletterer, 3. Schlingpflanzen und 4. Kletterpflanzen mit reizbaren Sprossteilen.

Fig. 150. Teil einer Rotangpalme mit Blütenstand.

70. Halblianen. Die einfachsten Verhältnisse bieten uns Lianen, welche ihre langen, dünnen, oft vielfach verzweigten Sprosse an die Zweige anderer Pflanzen anlehnen, sich ganz ohne Ordnung zwischen diese einweben und so oft undurchdringliche Dickichte bilden. Eine besondere Unterstützung erfahren einige dieser Lianen dadurch, dass ihre Zweige und Blätter senkrecht von den Sprossachsen abstehen oder sich auch ein wenig zurückbeugen und so der Pflanze ein besseres Einhaken ermöglichen; bei vielen wird das Klettern wesentlich durch steife, hakenartig gekrümmte oder nach hinten gewandte, nicht reizbare Dornen und Haare erleichtert. Hierher gehören z. B. Galium Aparine, Arten von Rubus und Rosa, Lycium; in sehr grosser Zahl aber treten diese Formen in den Tropen auf und tragen wesentlich zu der Unzugänglichkeit der Waldränder und Gehölze bei. Besonders gute Einrichtungen besitzen die kletternden Palmen, wie der Rotang (Calamus), Desmoncus u. a., deren

gefiederte Blätter in einer Geissel (Flagellum) endigen, einer langen, dünnen, äusserst biegsamen Verlängerung der Blattmittelrippe, welche mit ausserordentlich harten und spitzen, nach rückwärts umgebogenen Dornen besetzt ist. Ausser diesen Dornen, welche umgewandelten Blattabschnitten entsprechen, kommen auch steife Haarbildungen (Stacheln) vor (Fig. 150; Fig. 151 *D* illustriert beide Formen: f^1 sind Blattabschnitte, *t* sind Haarbildungen). Die Geisseln bilden einen äusserst wirksamen Kletter- und Befestigungsapparat.

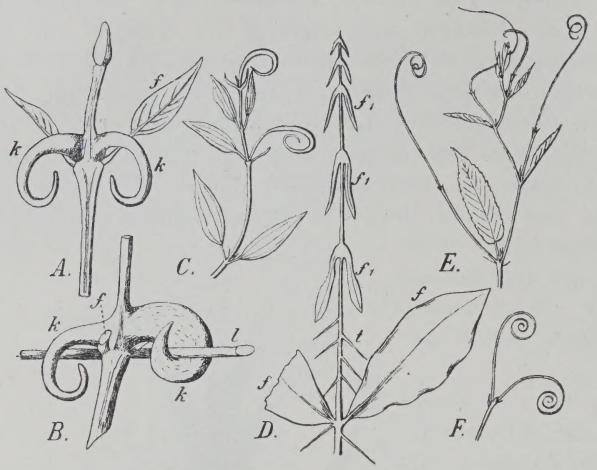


Fig. 151. *A* und *B Uncaria* (Rubiaceae); *f* Stützblätter für die Kletterhaken *k*. *C* Zweig von *Strychnos*. *D* Ende eines Blattes von *Desmoncus* (siehe Text). *E* Zweig von *Reissekia* (Rhamnaceae) (verkl.). *F* Zweigstück von *Serjanea* (Sapindaceae). (Treub und Schenck.)

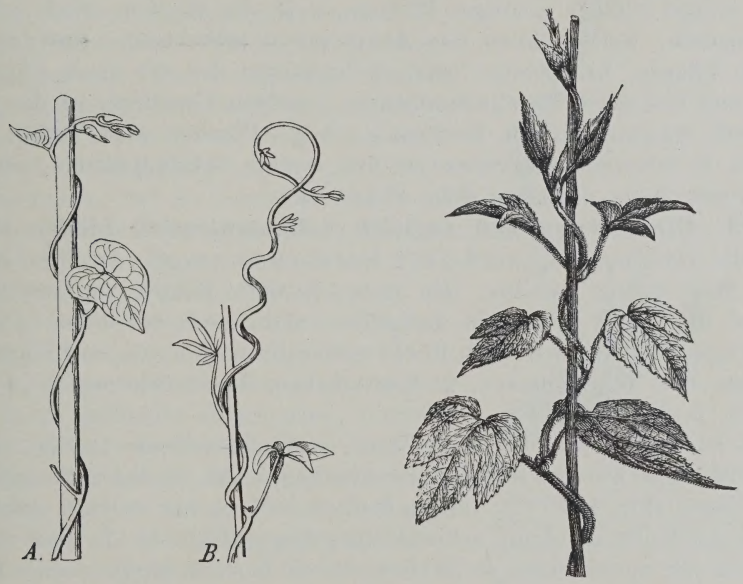
71. Wurzelkletterer sind Pflanzen wie unser Epheu (Hedera). Ausser den gewöhnlichen Saugwurzeln besitzen sie noch eine zweite Art von Wurzeln, die Kletterwurzeln, welche an den Sprossen auftreten; diese sind im Gegensatz zu anderen Wurzeln kurz und nicht geotropisch. Sie entstehen an den vom Lichte abgewandten Seiten der Sprossachsen, kommen so in enge Berührung mit der festen Unterlage und schmiegen sich infolge ihres negativen Heliotropismus dicht an das Substrat, an welches sie durch besondere Haarbildungen und durch Ausscheidung einer klebrigen Substanz fest angeheftet werden. Die Wurzelkletterer sind dazu angepasst, umfangreiche Körper, wie Baumstämme, Felsen, Mauern und dergl. zum Emporklimmen zu benutzen. In diese Gruppe zählen eine Menge tropischer Pflanzen der Gattungen Ficus, Marcgravia (Fig. 63 S. 39), Piper, Philodendron und andere Araceen, Kakteen usw.

Sehr eigentümlich ist hier das häufige Vorkommen von Sprossen zweierlei Form (Heterophyllie siehe S. 37); die kletternden, an die Unterlage angedrückten Assimilationssprosse besitzen das Aussehen kriechender Pflanzen, sie sind dorsiventral mit zweizeilig stehenden Blättern, deren breite und häufig mehr oder weniger herzförmige Spreiten (beim Epheu von der wohlbekannten [3—] 5lappigen Herzform) oft senkrecht an den von der Sprossachse abstehenden langen Blattstielen befestigt sind. Die anderen, frei in die Luft hinausragenden, blütentragenden Sprosse dagegen sind mit anders geformten Blättern ausgestattet; sie sind eiförmig oder elliptisch oder besitzen jedenfalls eine von den Blättern der Assimilationssprosse ver-

schiedene Gestalt. Auch stehen sie nicht im Winkel zum Blattstiel, sondern in dessen Fortsetzung. Von Stecklingen solcher Sprosse von Hedera erhält man Pflanzen mit dieser einen Blattart, welche die genetisch älteste, ursprüngliche der Pflanze zu sein scheint, da auch die Primärblätter (nach den Kotyledonen) dieselbe Form besitzen; das Blatt des kletternden Sprosses gehört einer späteren Zeit an und ist der Ausdruck einer Anpassung an die kletternde Lebeweise.

Einige Wurzelkletterer halten sich mit eigenen reizempfindlichen Haftwurzeln (Wurzelranken) fest; diese schlingen sich um Stämme oder umschliessen sie mit einem dichten Gitterwerk, welches sogar schliesslich die stützende Pflanze ersticken kann (Arten von Ficus, Clusia usw.).

72. Schlingpflanzen. Von einheimischen oder häufig gezogenen Pflanzen gehören hierher z. B. Hopfen und Winde (Convolvulus), Feuerbohne (Phaseolus multiflorus u. a.), Geisblatt (Lonicera Periclymenum), Polygonum Convolvulus, Aristolochia Sipho. Die oberen Enden der Triebe sind sehr lang und dünn, und ihre Blätter entwickeln sich viel langsamer als die



152 153

Fig. 152. *A Ipomoea purpurea,* linksschlingend. *B Akebia quinata* (Lardizabalaceae), über den Stock hinausschlingend (Sachs.). — Fig. 153. Hopfen *(Humulus Lupulus),* rechtsschlingend. (Baillon.)

Triebe selbst; diese letzteren wachsen frei in die Luft hinaus und suchen mit grossen kreisförmigen Bewegungen ihre Umgebung nach einer Stütze ab. Die Triebspitze wächst nämlich nicht gerade nach oben, sondern beschreibt beständig einen Kreis oder vielmehr eine Spirale, da die Region des stärksten Längenwachstums einer Spirale folgend die Lage ändert (rotierende oder revolutive Nutation). Auf diese Weise kann die Sprossspitze aufrecht-

stehende oder schwach geneigte Triebe anderer Pflanzen umschlingen, so lange diese nicht über einen gewissen Umfang hinausgehen (der Hopfen z. B. kann Stützen von über 10 cm Dicke nicht mehr umwinden). Hat der schlingende Spross eine passende, dünne oder mitteldicke Stütze gefunden, so wächst er in einer Spirale an derselben in die Höhe. Stellt man die Stütze auf den Kopf, so wickelt sich das jüngste Internodium los, wendet sich um und wächst von neuem nach oben. Die meisten Arten schlingen unabänderlich nach einer bestimmten Seite und lassen sich nicht zwingen, nach der anderen Seite zu winden. Die einen schlingen regelmässig nach rechts (mit der Sonne), z. B. Hopfen (Fig. 153), Lonicera Periclymenum u. a., die meisten aber nach links, z. B. die Bohne, Convolvulus (Fig. 152 *A*), Aristolochia Sipho u. a. In der Regel winden nur die Langtriebe, während die Seitentriebe, zumal die blühenden, nicht winden. Die schlingenden Triebe sind für Berührung nicht empfindlich, es handelt sich vielmehr hier um negativen Geotropismus, unter dessen Einwirkung der windende Trieb sich streckt und fest an die Stütze angepresst wird; die Triebe einiger hierher gehöriger Pflanzen, z. B. des Hopfens, sind rauh von Kletterhaaren, welche ihnen das Anklammern erleichtern. Nur bei einer einzigen Pflanze, bei Cuscuta (und vielleicht bei der mit dieser physiognomisch und biologisch übereinstimmenden Lauracee Cassytha), ist der Spross periodisch empfindlich für Berührung; beide Pflanzen aber stehen schon dadurch in scharfem Gegensatz zu den andern Schlingpflanzen, dass sie Schmarotzer sind. (Näheres siehe Physiologie.)

73. Die meisten und zugleich vollkommensten Lianen klettern mit Hilfe von Organen, welche für Berührung empfindlich sind und durch diese gereizt werden, den reizausübenden Körper zu umschlingen, während die Triebe selbst (die Langtriebe) sich passiv verhalten. Die reizbaren Organe nennen wir nach ihren verschiedenen Formen und Funktionen 1. Faden- oder Schlingranken, 2. Kletterhaken, 3. Uhrfederranken, 4. Haftscheiben, 5. Kletterkrallen.

Schlingranken (Fadenranken) sind fadendünne Organe, welche auf Kontaktreize hin sich in Schraubenwindungen fest um den reizausübenden Körper legen (Fig. 154). In jungen Stadien sind sie nur schwach gekrümmt oder an der Spitze ein wenig hakenförmig gebogen (Fig. 155 *A*), und wachsen ebenso wie die Sprossachsen der Schlingpflanzen in einer Spirale. Sowie sie mit einem fremden Körper in Berührung kommen, legen sie sich dicht um diesen; der Reiz selbst wird weiter nach unten zu den tiefer liegenden, nicht unmittelbar berührten Teilen fortgeleitet, welche daraufhin sich ebenfalls in Schraubenwindungen legen und so das ganze Organ verkürzen. Auf diese Weise wird die Pflanze näher an die Stütze herangezogen und mit dieser durch eine federnde Spirale verbunden (Fig. 154). Aus rein mechanischen Gründen treten an der doppelseitig (an der Sprossachse einerseits und der Stütze anderseits) befestigten Ranke ein oder mehrere Wendepunkte auf, d. h. Stellen, wo die Schraube von der Linksdrehung zur

Rechtsdrehung umschlägt (siehe Fig. 154). (Über die Physiologie der Ranke siehe näheres unter Wachstum und Bewegung.)

Schlingranken sind entweder umgewandelte Blatt- oder Sprossteile, woraus sich eine natürliche Einteilung der in Betracht kommenden Pflanzen in zwei Gruppen ergibt: A. Blattkletterer zeigen die einfachsten Verhältnisse; die Ranken sind hier Blätter oder Blattteile, welche bei der Wicke, Erbse (Fig. 65), bei Bignoniaceen, Cobaea u. a. an der Spitze des Blattes stehen (fleischlose Blattrippen). Bei Smilax gehen sie vom Blattgrunde aus; auch bei den Cucurbitaceen handelt es sich um Blätter (Fig. 154). Tropaeolum und Clematis-Arten klettern mit reizbaren Blattstielen; Corydalis claviculata, Fumaria-Arten und Adlumia klettern mit dem ganzen Blatte, doch fehlen hier typische Ranken. — B. Stammkletterer sind vorwiegend Holzpflanzen. Hierher ist der Weinstock zu rechnen, dessen verzweigte Ranken am Sprosse gerade einem Laubblatte gegenüber stehen (Fig. 155; 103); an der gleichen Stelle sitzen auch die Blütenstände anderen Laubblättern gegenüber. Bei der Passionsblume (Passiflora) handelt es sich um achselständige Zweige.

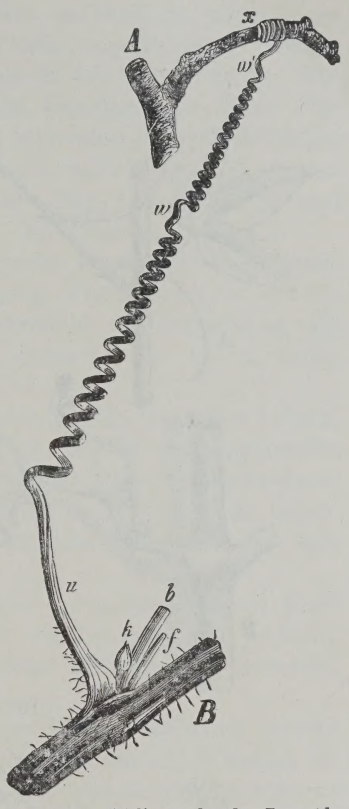
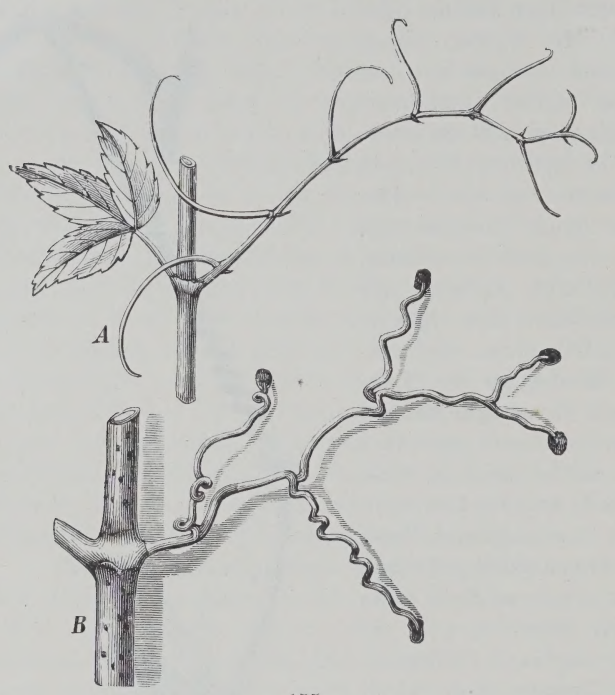


Fig. 154. Schlingranke der Zaunrübe *(Bryonia)* ($^1/_1$). Die Schlingranke sitzt am Zweige B neben dem Blatte b und der Knospe k. Der zwischen dem Grundstück u und dem Stützpunkt x liegende Teil hat zwei Wendepunkte w und w' und schlingt unterhalb w nach links, oberhalb w nach rechts. (Sachs.)

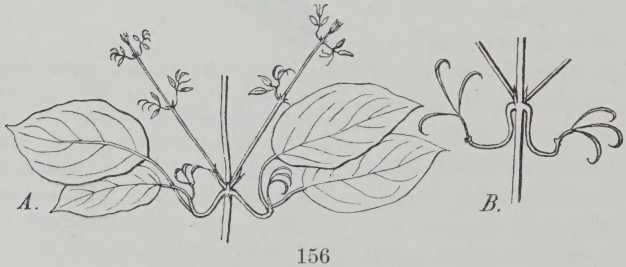
Über Kletterorgane von besonderer Form verfügen manche tropische Pflanzen, z. B. die Hakenkletterer mit reizbaren Kletterhaken (Strychnos und Uncaria, Fig. 151 *A*, *B*, *C*, sowie gewisse Anonaceen); sie stellen kurze nach rückwärts eingebogene, blattlose Zweige, teilweise auch Blütenstiele, dar; sobald ihre Reizbarkeit sie einmal an einem stützenden Körper verankert hat, beginnen sie sich stark zu verdicken (vergl. Fig. 151 *A* und *B*). Dahin gehören auch die Uhrfederranken bei Bauhinia, Gouania und einigen Sapindaceen; sie sind in einer Ebene wie eine Uhrfeder aufgerollt und besitzen eine grosse Elastizität (Fig. 151 *E*, *F*). Treffen sie auf ihrem Wege eine Stütze, so sind sie zwar nicht imstande, sich aktiv um dieselbe zu winden, sie werden aber durch die Berührung angeregt, stark in die Dicke zu wachsen, und können sich auf diese Weise festklemmen.

Manche Schlingranken schwellen durch Berührung an ihren Enden an und entwickeln Haftscheiben, welche sich dicht an das Substrat legen und an diesem festkleben; diese Einrichtung ermöglicht der Pflanze, wie

die Wurzelkletterer an dicken Baumstämmen, Felsen u. dergl. in die Höhe zu klimmen, während die gewöhnlichen Ranken, Haken und Uhrfederranken nur dünne runde Körper zum Hochkommen benützen können. Bei Ampelopsis quinquefolia stehen die Haftscheiben an den Enden von Stammranken (Fig. 155), bei Glaziovia an Blattranken.



155



156

Fig. 155. Wilder Wein *(Ampelopsis hederacea)*. *A* vor der Befestigung. *B*. Der Trieb hat sich durch Haftscheiben an einer Mauer befestigt. (Darwin.) — Fig. 156. Teil einer *Bignonia* mit Kletterkrallen; bei *B* sind die Blättchen abgefallen. (H. Schenck.)

Endlich sind die tropische Bignonia unguis und ihre Verwandten erwähnenswert; ihre Blätter endigen mit drei gekrümmten, spitzen, harten Kletterkrallen, mit denen sie sich an Baumstämme einhakt und festhängt. Die Krallen bleiben auch nach dem Abfallen der Teilblättchen lange sitzen (Fig. 156).

Für alle diese Kletterorgane gilt übereinstimmend, dass der Reiz nach dem Ergreifen der Stütze weiter geleitet wird und dass das Organ selbst in in die Dicke wächst; kommt dasselbe dagegen überhaupt nicht in Tätigkeit, so geht es früher oder später zu Grunde (Fig. 151 *A*, *B*).

74. Für die allermeisten Lianen (ausgenommen jedoch vor allem die Wurzelkletterer) gilt, dass das Wachstum der Sprosse ausserordentlich lebhaft ist und dass diese sich sehr lange unverzweigt halten (sie können meterlang werden, ohne sich zu verzweigen); ebenso eilen die Sprosse in ihrer Entwickelung den Blättern weit voraus. Die Nacktheit

und das geringe Gewicht, welche auf diese Weise die jungen Triebe auszeichnen, erleichtern ihnen in hohem Masse das Vordringen zwischen die Zweig- und Blattmassen anderer Pflanzen.

Bei gut ausgeprägten Lianen haben merkwürdigerweise die Blätter verschiedener Arten sehr oft die gleiche Grundform, auch wenn die Pflanzen den verschiedensten Familien angehören; sie sind im allgemeinen sehr breit, die Basis ist herz- oder pfeilförmig oder von ähnlicher Gestalt, womit handförmige oder verwandte Nervatur (siehe S. 49) verbunden ist. Ein derartiges Blatt ist ferner an einem langen Stiel befestigt, der mehr oder weniger senkrecht von der dicht an die Stütze angeschmiegten Sprossachse absteht. Solche Blätter treffen wir z. B. bei Convolvulus (Fig. 152), Aristolochia, Polygonum Convolvulus, Vitis, Humulus (Fig. 153), Hedera und andern Dikotylen; unter den Monokotylen z. B. bei Dioscorea.

Viele Lianen tragen eine kleine provisorische Spreite an der Spitze der später zur Ausbildung gelangenden, eine sog. Vorläuferspitze. Sie besitzt Chlorophyll und Spaltöffnungen und verrichtet die Funktionen des Blattes, solange bis dieses ausgewachsen ist; darnach wird sie in vielen Fällen abgeworfen.

Zu bemerken ist auch, dass sehr viele, besonders die typischen Lianen, einen höchst merkwürdigen, ihrer kletternden Lebensweise gut angepassten inneren Sprossbau besitzen. Die Leitungsröhren (Holzgefässe, Siebgefässe) sind sehr weit und die Festigungsgewebe reichlich von Parenchym durchzogen; dabei sind die Sprosse sehr saftreich, so dass sie auch nach dem Abschneiden oft lange Zeit am Leben bleiben.

Die Keimpflanzen der Lianen können sich noch aus eigener Kraft aufrecht halten und sind weder imstande zu winden noch zu klettern. Ältere Pflanzen dagegen können nicht zu normaler Entwickelung kommen, wenn sie nicht rechtzeitig eine Stütze finden.

Wir müssen annehmen, dass die Lianen von Arten abstammen, welche ursprünglich nicht Lianenbau besassen, und sehr wahrscheinlich haben die höchstentwickelten von Halblianen ihren Ursprung genommen, wenigstens die unter § 73 besprochenen. Für diese Auffassung ihrer Entwickelungsgeschichte spricht auch, dass sie in ihrer frühesten Jugend noch nicht die später konstanten Kletterorgane besitzen. Die Entwickelung des einzelnen Organismus scheint auch hier die Entwickelung der Art widerzuspiegeln.

Kap. 15. Die äusseren Verteidigungsmittel der Pflanze.

75. Viele Pflanzen besitzen besondere Vorrichtungen, welche offenbar Verteidigungsmittel gegen pflanzenfressende Tiere (die grossen pflanzenfressenden Säugetiere, Schnecken, Larven usw.) darstellen. Es sind harte, steife, spitze und stechende Körper, welche von den Pflanzenteilen abstehen und je nach Grösse, Bau und Morphologie als Dornen, Stacheln oder Haare bezeichnet werden. Die Dornen und Stacheln sind grösser und kräftiger, die Haare feiner und schwächer.

Dornen sind entweder Sprossdornen oder Blattdornen, seltener umgewandelte Wurzeln.

Der Sprossdorn ist ein zum Dorn umgeformter Trieb mit frühzeitig gehemmtem Längenwachstum, eine Art Kurztrieb; der Vegetationspunkt stellt seine Tätigkeit ein, das Ende wird verholzt und scharf zugespitzt. Die Blätter bleiben klein und gehen frühzeitig zu Grunde, während der Dorn selbst gewöhnlich sehr lange am Leben bleibt (Fig. 157). Beispiele: Schlehe (Prunus spinosa) und viele Crataegus-Arten, Ononis spinosa, Ulex europaeus, Hippophaë rhamnoides (Sanddorn), Rhamnus cathartica, Gleditschia triacantha.

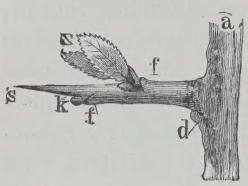


Fig. 157. Zweigdorn der Schlehe *(Prunus spinosa)*. *a* der Mutterspross; *d* die Narbe des Stützblattes für den im Dorn *s* endigenden kleinen Zweig; *f*—*f* Blätter an diesem Zweige, in deren Achseln ein Zweig *z* und eine Knospe *k* sitzen. (Prantl.)

Da der Sprossdorn selbst nicht imstande ist zu assimilieren, so werden entweder ausser der zum Dorn sich ausbildenden Achselknospe noch andere (Beiknospen) angelegt, aus welchen Laubtriebe hervorgehen (z. B. Gleditschia, Genista germanica u. a.) oder eine Knospe auf dem Sprossdorn selber (Fig. 157 *f*) wird zum Laubspross.

Dornblätter und Blattdornen. Als Dornblatt bezeichnet man ein vollkommen zum Dorn umgewandeltes Blatt. Ein gutes Beispiel finden wir in Berberis vulgaris; Fig. 158 *A* zeigt, dass schon die allerersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter am Rande Dornen tragen, und die anderen, von ein und demselben Spross genommenen Stammstücke lassen den Übergang dieser dorntragenden Blätter in dreiteilige oder ungeteilte Dornen verfolgen (*D*, *E*). Da diese zu Dornen umgewandelten Blätter nicht assimilieren

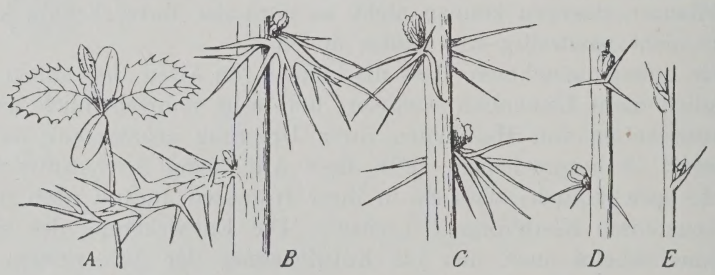


Fig. 158. *Berberis vulgaris*. *A* Keimpflanze; *A*—*E* Stücke ein und desselben Sprosses mit Dornen (A. P. de Candolle.)

können, so entwickeln sich ihre Achselknospen im gleichen Jahre zu belaubten, unter Umständen auch blühenden Kurztrieben. — Beim Stachelbeerstrauch (Ribes Grassularia) sitzt an der Sprossachse an gleicher Stelle wie der Berberisdorn ein ähnliches Gebilde, das wie jener dreigeteilt ist; es handelt sich indessen hier um einen aus der Rinde hervorgegangenen Stachel, der gerade unterhalb eines Blattes sitzt. — Dornblätter finden sich ausserdem z. B. bei Xanthium spinosum, bei Citrus (das eine oder beide Vorblätter an den Achselknospen) und Kakteen, bei denen die meisten kräftigeren Dornen aus Blättern hervorgegangen sind.

In anderen Fällen sind die Dornen nur kleinere Teile des Blattes; wir können sie von den Dornblättern als Blattdornen unterscheiden. Die Achselblätter sind dornförmig bei Robinia pseudacacia, bei Arten von Euphorbia, Acacia, Caragana und anderen; die Blattzähne sind zu Dornen umgeformt bei Ilex aquifolium, Eryngium maritimum, Arten von Cirsium und Carduus, Onopordon Acanthium, bei vielen Agaven, Bromeliaceen, Aloë-Arten und anderen; die Blattstiele oder Mittelrippen der Blätter werden nach Abwurf der Teilblättchen zu Dornen bei Arten von Astragalus.

Endlich gibt es Blätter, welche auf der Spreite selbst dornartige Gebilde, Stacheln, tragen, z. B. Ilex aquifolium var. ferox, einige Palmen, Solanum-Arten u. a. Ihrer Entstehung nach sind diese Gebilde am nächsten den Haaren verwandt. Zwischen dornartigen Blattzähnen oder Blattlappen und selbständig auf der Blattspreite stehenden Stacheln und steifen Haaren finden wir alle Übergänge. Während indessen die Dornen als umgeformte Sprosse, Blätter oder Wurzeln aufzufassen sind, nehmen Stacheln und Haare aus den oberflächlichen Geweben der Pflanze ihren Ursprung. Sehr viele Blätter und Stengel sind mit solchen Auswüchsen versehen, welche in allen Formen von den festen und kräftigen eigentlichen Stacheln (z. B. bei Rosa, Rubus, auf der Frucht von Datura, Ribes Grossularia, Solanum ferox, Smilax aspera) bis zu ganz feinen, borsten- oder haarförmigen, manchmal nur einzelligen Gebilden auftreten. Viele Blätter von Cyperaceen, Gramineen und anderen Pflanzen sind an ihrem Rande rauh von zugespitzten, kegelförmigen, gebogenen und dickwandigen Zellen.

Besonders hervorzuheben sind die Brennhaare; sie bestehen im wesentlichen aus einer einzigen grossen kolbenförmigen Zelle (Fig. 159 *G*), deren Wandung gegen die Spitze zu stark verkieselt und sehr brüchig ist. Allen Brennhaaren, selbst bei sehr verschiedenen Pflanzen (wie Urtica und anderen Urticaceen, Hydroleaceen, Euphorbiaceen, Loasaceen) ist die Eigentümlichkeit gemeinsam, dass die Spitze umgebogen ist, mit einem etwas verdickten Teil endigt und schief abbricht; das zurückbleibende Haar erhält dadurch ein äusserst scharfes und schräg zugespitztes Ende (wie bei einem Schlangenzahn), welches leicht in die Haut eindringt und in diese das im Haare enthaltene Gift einführt (Fig. 159).

Die schützende Wirkung der Dornen, Stacheln und stechenden Haare gegen Angriffe pflanzenfressender Tiere zeigt sich schon darin, dass die in Rede stehenden

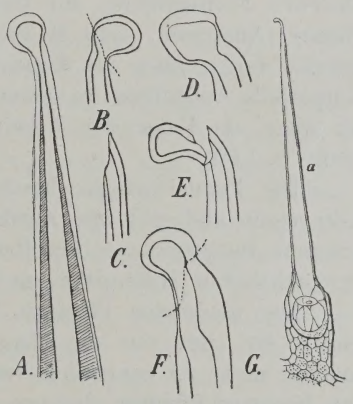


Fig. 159. Brennhaare. *A*—*C Urtica dioica;* das Schraffierte in der Wand von *A* ist mit kohlensaurem Kalk, das Weisse mit Kieselsäure imprägniert; *D Urtica pilulifera; E Blumenbachia Hieronymi; F Jatropha stimulata; G Urtica urens* (im optischen Längsschnitt). — Die punktierten Linien in den Figuren *B* und *F* bezeichnen die Bruchstellen. (G. Haberlandt.)

Pflanzen auf den Weideplätzen vom Vieh meist nicht angenommen werden. In manchen Fällen schützt die Bewehrung nicht nur die Pflanze selbst; in einem Schlehdorngebüsch z. B. geniessen auch andere Pflanzen denselben Schutz mit. Immerhin wäre die Annahme sehr unsicher, dass Dornen, Stacheln und spitze Haare aus einer direkten Anpassung an die erwähnte Aufgabe hervorgegangen sind; sie treten allgemein um so häufiger auf, je trockener ihre Umgebung ist, und sind daher am meisten in Wüsten, Steppen und felsigem Terrain verbreitet. Wir dürfen wohl mit Sicherheit die Bildung von Dornen usw. als unmittelbare Wirkung des Klimas ansehen; es ist auch gelungen, z. B. bei Berberis, experimentell nachzuweisen, dass in trockener Luft Dornen, in feuchter Luft dagegen normale Blätter zur Entwickelung gelangen. Fruchtbäume verlieren ebenfalls in der Kultur ihre Dornen.

Die Pflanze besitzt übrigens noch andere Schutzmittel gegen pflanzenfressende Tiere, und zwar Giftstoffe, Gerbstoffe, vielleicht auch ätherische Öle und andere schlechtschmeckende Substanzen, Nadelkristalle usw., von welchen später die Rede sein wird.

Kap. 16. Morphologie, Metamorphose.

76. Die vorangehenden Kapitel haben die Morphologie der Vegetationsorgane zum Gegenstand gehabt. Das Wort „Morphologie“ bedeutet „Formenlehre“ (*μορφή* Form), wird aber in der Botanik meist für die äussere Formenlehre, im Gegensatz zur Lehre vom inneren Bau der Pflanze (Anatomie, siehe S. 11), angewandt. Die Aufgabe der Morphologie besteht darin, über die Entstehung, Entwickelung und Form der äusseren Körperteile Aufschluss zu geben; ferner erschliesst sie uns das Verständnis für diese als Folge der Arbeitsteilung zwischen den Gliedern der Pflanze (siehe S. 14ff.).

Die Terminologie beschäftigt sich bloss mit dem rein Formellen der Körperteile und gibt uns Ausdrücke (Kunstausdrücke, termini technici) zur präzisen Beschreibung derselben. Sie ist keine Wissenschaft, wohl aber ein praktisches Hilfsmittel zur Beschreibung und Bestimmung der Pflanzen.

Die niedersten Pflanzen haben also, wie in Kap. 1—4 auseinandergesetzt ist, nur ein sog. Lager (Thallus), d. h. ein Ernährungsorgan, welches nicht zu wesentlich verschiedenen Körperformen entwickelt ist; bei den höchsten Pflanzen dagegen ist der Körper deutlich in drei Grundformen differenziert, nämlich Wurzel, Sprossachse und Blatt, welche in verschiedener Weise angelegt und entwickelt werden und in wechselnden Beziehungen zu einander stehen. Aus den vorangehenden Kapiteln ergaben sich die folgenden wesentlichen Unterschiede:

Die Wurzel hat unbegrenztes Spitzenwachstum (der Vegetationspunkt ist endständig); die Wurzelspitze ist durch eine Wurzelhaube geschützt. In der Regel ist die Wurzel „erdsuchend“ (positiv geotropisch); sie trägt nie Blätter. Sie entsteht endogen d. h. im Inneren anderer

Organe, welche sie durchbrechen muss; sie ist stielrund, und die Leitbündel in ihrem Inneren sind regelmässig allseitig um die Längsachse strahlig angeordnet (cyklisch, radiär).

Die Sprossachse wächst an der Spitze, und ihr Wachstum findet, abgesehen von einigen seltneren Fällen, seine Begrenzung normalerweise nur durch die Bildung von Blüten. Ihre Spitze ist nackt (d. h. sie besitzt keine der Wurzelhaube ähnliche Bildung); sie trägt Blätter. Die Sprossachse wird in der Regel oberflächlich an dem Pflanzenteil angelegt, an welchem sie entspringt, d. h. sie entsteht exogen; ihre Leitbündel sind cyklisch angeordnet.

Das Blatt entsteht ausschliesslich an der Sprossachse und hier in der Regel seitlich von der Spitze (Vegetationspunkt), in aufsteigender (akropetaler) Folge und unter bestimmten Stellungsverhältnissen. Es entsteht immer nur an der Oberfläche der Sprossachse, beendet frühzeitig sein Spitzenwachstum wie sein Wachstum (und sein Leben) überhaupt; in der Regel ist es flach und besitzt deutlich unterschiedene Ober- und Unterseite. Die Gefässbündel sind in einer Ebene, symmetrisch zu einer senkrechten Fläche, angeordnet.

Sprossachse und Blatt gehören eng zusammen; das eine kommt ohne das andere nicht vor. Die drei Grundformen sind also nicht durchaus gleichwertig; auf der einen Seite steht die Wurzel, auf der anderen eigentlich der Spross, d. h. eine Sprossachse mit den an ihr stehenden Blättern.

Diese drei Körperteile nennen wir die morphologischen Grundformen der Pflanze.

Von fast sämtlichen angeführten Kennzeichen dieser Grundformen gibt es indessen Ausnahmen. So kann bei der Wurzel die Wurzelhaube fehlen (siehe S. 24); bei einigen schmarotzenden Blütenpflanzen finden wir Organe, welche Pilzfäden ähnlicher sehen als Wurzeln, welche aber trotzdem durch eine weitgehende Umbildung aus solchen hervorgegangen sein müssen. Wir kennen auch Beispiele für exogen entstandene Wurzeln (z. B. bei Neottia), auch gibt es dorsiventrale Wurzeln (siehe S. 23). Die Sprossachse kann gelegentlich ihr Wachstum einstellen, ohne dass Blütenbildung an ihrer Spitze eintritt, z. B. bei den Kurztrieben der Kiefer (Fig. 68 *A*, näheres S. 85) und bei Kladodien (siehe S. 93). Es gibt Sprossachsen, welche in äusserem und innerem Bau Blättern in hohem Masse gleichen, z. B. die Kladodien bei Ruscus (Fig. 141), Phyllanthus (Fig. 142); auch ganz blattlose Zweige gibt es, z. B. die Kladodien von Asparagus (Fig. 141, S. 94). Ferner können Sprossachsen endogen entstehen, z. B. Wurzelsprosse (Fig. 89, 90, S. 59), und eine Wurzel kann bei einzelnen Pflanzen dadurch zur Sprossachse werden, dass eine Knospe an der Wurzelspitze unter der Wurzelhaube sich bildet; die letztere wird dann abgeworfen, z. B. bei Neottia, Ophioglossum (S. 59). Die Blätter entstehen nicht immer in aufsteigender Folge (in einigen Blüten entspringen Blätter unterhalb anderer Blätter), und nicht unter allen Umständen sind sie nach bestimmten Stellungsgesetzen angeordnet (in gewissen Blüten). Es gibt Blätter, welche ganz wie Sprossachsen durch ein

lange dauerndes Spitzenwachstum sich auszeichnen, z. B. Farnblätter (siehe S. 46), und auf der anderen Seite kennen wir ganz stielrunde Blätter, die in äusserem und innerem Bau eine weitgehende Ähnlichkeit mit Sprossachsen besitzen, z. B. bei Juncus effusus und Verwandten.

Aus all dem ergibt sich, dass die Homologie (siehe S. 117) eines Pflanzenteiles nicht durch ein einzelnes der angeführten Kennzeichen, sondern nur durch eine Mehrzahl von solchen und durch vergleichende Betrachtung verwandter Pflanzen sich bestimmen lässt.

77. Haare. Gewöhnlich wird noch eine vierte morphologische Grundform aufgestellt, das Haar. Haare treten schon bei den Lagerpflanzen auf und finden sich bei den Blütenpflanzen gleichmässig an Wurzel, Sprossachse und Blatt. Es ist für das Haar charakteristisch, dass es wie das Blatt frühzeitig sein Wachstum abschliesst, und die Mehrzahl der Haare sind auch äusserst vergängliche Bildungen; sie unterscheiden sich aber darin wesentlich vom Blatte, das sie nicht wie dieses in regelmässiger, aufsteigender Folge und nur äusserst selten an der Spitze der Sprossachse angelegt werden (Utricularia, Fig. auf S. 35), dagegen meist sogar an älteren Pflanzenteilen, weit von jedem Vegetationspunkt entfernt, ohne jede Ordnung, junge zwischen alten, ihre Entstehung finden. In gewissen Fällen allerdings kommt eine Haarbekleidung als Ganzes in fortschreitender Folge zustande, z. B. bei Wurzelhaaren (Fig. 41, S. 25); bestimmte kräftige Haarbildungen, welche grösseren Raum beanspruchen, zeigen einigermassen regelmässige Stellungsverhältnisse und zwar offenbar durch die gleichen mechanischen Gründe bedingt, welche die Blattstellung regeln (S. 30), z. B. die hakenförmigen Stachelborsten am Achsenbecher von Agrimonia, von denen die ersten fünf vor den Zwischenräumen zwischen den Kelchblättern und die übrigen in absteigender Folge und ganz regelmässig in zehn- und fünfzähligen Kreisen auftreten (Fig. 160). Ähnlich ist es bei den Haaren an der Krone von Menyanthes und an den Blättern von Drosera (Fig. 92, S. 60), an den Schuppen der Frucht der Sagopalme usw.

Fig. 160. Teile der Blütenknospen von *Agrimonia Eupatoria;* die Reihenfolge, in welcher die hakenförmigen Stachelborsten sich bilden, ist durch Zahlen angegeben. (E. Warming.)

Die Haare entstehen immer an der Oberfläche der Pflanze, in manchen Fällen in der Oberhaut selbst (Trichome), in anderen dagegen, ebenso wie Blätter und Knospen durch Zellteilung in den Geweben unter der Oberhaut; zu dieser zweiten Gruppe gehören die meisten kräftigeren Haarbildungen wie Warzen, Stacheln u. dergl. (Emergenzen), so z. B. die Stacheln der Rose und der Stachelbeere und die stacheligen Auswüchse der Ricinusfrucht. Doch werden sie nie so tief im Innern (endogen) angelegt, dass sie sich ihren Weg durch andere Gewebe bahnen müssten. Haare können in anatomischer Beziehung sich den Blättern nähern, z. B. mit Leitungsbahnen ausgerüstet sein (Stacheln auf der Kapsel von Datura, Drüsenhaare von Drosera, die Pappushaare einiger Korbblüter u. a.).

Der Formenreichtum der Haare ist ganz ausserordentlich gross, und ihre, z. T. noch unbekannten, Funktionen sind offenbar auch recht mannigfaltig. Nach ihren Aufgaben kann man Kletterhaare (S. 103), Brennhaare (S. 111), Drüsenhaare, Deckhaare, Wurzelhaare, Klammerhaare (S. 104), Narbenhaare usw. unterscheiden.

Manche Botaniker fassen die Haare als unselbständige Auswüchse auf, und einzelne Haare, z. B. die Wurzelhaare, sind in der Tat nichts anderes als einfache Ausstülpungen der Oberhautzellen. Wir können ja auch keine scharfe Grenze zwischen dornartigen Blattzähnen oder Blattlappen und frei auf den Blättern stehenden Stacheln, oder zwischen den kräftigen Stacheln bei Rubus, Rosa, Ribes Grossularia usw. und den allerzartesten einzelligen Borsten und Haaren ziehen; da indessen die Haare doch meist mit einer gewissen Selbständigkeit, frei auf der Oberfläche der Pflanzenteile, auftreten und ihre eigene, bestimmte, von dem sie tragenden Körper unabhängige Entwickelungsgeschichte besitzen, so ist genügend Grund vorhanden, sie als eigene morphologische Grundform aufzustellen.

78. Metamorphose. Auf eine der vier morphologischen Grundformen, aus welchen sich der Körper der höheren Pflanzen aufbaut, müssen wir jedes als selbständigen, äusseren Körperteil auftretendes Organ zurückführen können; es muss entweder die eine oder andere der vier Formen oder aber eine Kombination von diesen darstellen.

Jeder Körperteil hat, worauf schon im Kap. 4 hingewiesen wurde, eine oder mehrere bestimmte Aufgaben im Leben der Pflanze zu erfüllen, und ist daher als Organ aufzufassen. So war die wichtigste Aufgabe des Laubblattes die Kohlensäureassimilation, die der Knospenschuppe, die jüngeren Teile in der Knospe zu schützen; die Schlingranken und Kletterhaare dienten als Kletterorgane, die Wurzelhaare hatten die Nahrung aufnehmende Oberfläche der Wurzel zu vergrössern usw. Jedes Organ muss (S. 10 u. 14) im inneren und äusseren Bau in engster Beziehung zu der ihm auferlegten Arbeit stehen; jeder Körperteil muss mit anderen Worten seiner Aufgabe genau angepasst sein. Hier tritt uns aber die merkwürdige Erscheinung entgegen, dass jede der vier morphologischen Grundformen verschiedene Aufgaben übernehmen und dass auf der anderen Seite die gleiche Funktion von verschiedenen Grundformen verrichtet werden kann. Im § 23 (S. 26—28) wurde beispielsweise auseinandergesetzt, wie die Wurzeln zu Saugwurzeln, Speicherwurzeln, Atemwurzeln, Kletterwurzeln usw. sich differenzieren können; auf S. 47 wurde der Mannigfaltigkeit in den Funktionen des Sprosses gedacht und der durchgreifende Grundunterschied zwischen Ernährungsspross und Fortpflanzungsspross aufgestellt. Ebenso wurden in der Folge die verschiedenen Formen des Ernährungssprosses und die Umwandlung der Blätter (zu Laubblättern, Speicherblättern, Knospenschuppen usw.) besprochen, und in einem späteren Abschnitte soll der Fortpflanzungsspross in ähnlicher Weise behandelt werden.

Hier mag noch eine Reihe von Beispielen ihren Platz finden, welche dartun, wie ein und dieselbe Funktion von verschiedenen Grundformen

übernommen werden kann. Die eigentliche Arbeit der Wurzel, die Aufnahme von Wasser und anderen Nährstoffen aus dem Boden, kann nicht bloss von den Saugwurzeln selbst, sondern auch von Mycelien, Rhizoiden (s. S. 19) und Rhizomen ausgeführt werden; im Zusammenhang damit werden alle diese verschiedenen Pflanzenteile einander in hohem Masse ähnlich. Die Kohlensäureassimilation kann durch alle mit Chlorophyll (Blattgrün) ausgestatteten Pflanzenteile geschehen; da aber das Chlorophyll nur unter dem Einflusse des Lichtes seine Aufgabe erfüllen kann, so werden dadurch auch verschiedene Übereinstimmungen im Bau der betreffenden Pflanzenteile bedingt. Die Kohlensäureassimilation kann nicht allein durch das eigentliche Assimilationsorgan, das Laubblatt selbst, sondern auch durch Wurzeln, Sprossachsen (z. B. durch die blattähnlichen Kladodien) und Haare besorgt werden. Die Rolle eines Speicherorganes können sowohl Wurzel, Sprossachse als Blatt übernehmen; diese Körperteile werden dann dick und „fleischig", und entwickeln sich zu Wurzelknollen (S. 72), Stammknollen (S. 78) und Zwiebelschuppen. Schlingranken haben immer eine bestimmte Form, können aber ihrer Abstammung nach sowohl Blätter wie Sprossteile sein (siehe S. 107). Dornen und Stacheln sind einander immer sehr ähnlich, und doch sind sie, je nach Umständen, als Wurzeln, Sprossachse, Blatt oder Haar aufzufassen. Ganz dasselbe treffen wir bei jeder Funktion wieder; verschiedene morphologische Grundformen können an dieselbe Arbeit angepasst werden. Die Anpassung einer morphologischen Grundform zu verschiedenen Funktionen nennen wir Metamorphose. Die Aufgabe der Morphologie besteht also, genau genommen, nicht bloss darin, uns über die Gestaltung der Pflanze und ihrer Teile zu unterrichten, sondern ganz besonders darin, uns das Verständnis für den Zusammenhang der Form mit der Funktion und für die Metamorphose der Pflanzenteile zu eröffnen. Bei besonderer Berücksichtigung der Organbildung wird die Morphologie zur Organologie.

Homologie und Analogie. Verschiedene Körper, welche ein und dieselbe Arbeit auszuführen haben, werden notwendigerweise bis zu einem gewissen Grade in Bau und Form miteinander übereinstimmen. Die daraus resultierende Ähnlichkeit, welche als Folge gleichartiger Funktion Pflanzenteile von ganz verschiedenem morphologischen Charakter miteinander verbinden kann, nennen wir Analogie; im Tierreiche sind beispielsweise die Sprungbeine der Springmaus und der Heuschrecke oder die Flügel bei Vögeln und Schmetterlingen „analoge" Bildungen. Im Gegensatze hierzu nennt man alle der gleichen Grundform angehörenden Körperteile homolog, auch wenn sie den verschiedensten Funktionen dienen; im Tierreiche sind unsere Arme den Flügeln der Fledermaus und der Vögel „homolog". Alle in gleicher Weise angelegten Organe, welche in ihrer Stellung und in den Anfangsstadien ihrer Entwickelungsgeschichte übereinstimmen, sind homolog, wenn sie auch später in ganz verschiedenen Richtungen sich weiter entwickeln.

79. Die Bezeichnung Metamorphose wurde in den Naturwissenschaften zuerst von Linné angewandt und ist auch jetzt noch im Gebrauch

für die Formveränderungen der Insekten und anderer Tiere. In der Botanik wurde der Ausdruck besonders durch Goethe, der mit Linnés Darstellung bekannt war, zu allgemeiner Anwendung gebracht; sein „Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären", erschien im Jahre 1790. Goethe hatte darin die „Umwandlungen" des Blattes vor Augen. Dass gerade diese seine Aufmerksamkeit vor allen anderen auf sich lenkten, liegt in der grossen Regelmässigkeit, mit welcher die verschiedenen Formen in bestimmter Ordnung aufeinander folgen (Keimblätter oder Niederblätter, Laubblätter, Hochblätter, Kelchblätter, Kronblätter, Staubblätter, Fruchtblätter); überdies gehen sie teilweise so lückenlos ineinander über, dass an der Zusammengehörigkeit wenigstens der ersten unter ihnen kein Zweifel sein konnte. Goethe ging davon aus, dass allen diesen Organen ein und dieselbe Urform zu Grunde lag, welche nur verschiedene Formen annahm, „sich verwandelte". Hinter all den wechselnden Formen lag etwas für sie alle gemeinsames verborgen, eine Art Urblatt; immerhin vermochte Goethe nicht sich klar zu machen, worin das eigentliche Wesen dieses Urblattes bestand, mit anderen Worten den Begriff des Blattes zu abstrahieren. Das ist erst der späteren Morphologie mit Zuhilfenahme der Entwickelungsgeschichte des Blattes gelungen. In ähnlicher Weise wurde man später auch auf die inneren, in ihrer Entwickelungsgeschichte und ihrer Stellung begründeten Wesensunterschiede der übrigen morphologischen Grundformen aufmerksam und gelangte zu den oben wiedergegebenen morphologischen Definitionen. Von den Forschern, welche sich besondere Verdienste in dieser Richtung erworben haben, sind vor allem Caspar Friedrich Wolff, dann Aug. P. de Candolle, St. Hilaire, Schleiden, Al. Braun und Hanstein zu nennen. — Zur Bezeichnung der Grundform des Blattes, des Sprosses und des Haares haben Nägeli und Hanstein die Ausdrücke Phyllom, Caulom und Trichom eingeführt; hieran hätte sich für die Wurzel der Ausdruck Rhizom schliessen müssen, wenn derselbe nicht bereits als gleichbedeutend mit Wurzelstock in Gebrauch gewesen wäre.

Mit der Zeit gewann die physiologische Betrachtungsweise der Pflanzen mehr und mehr an Bedeutung, und für diese sind die einzelnen Teile des Pflanzenkörpers vor allem Organe mit ganz bestimmten Funktionen; die Metamorphose wurde damit aufgefasst als Umbildung homologer Körperteile zu physiologisch verschiedenen Organen.

Die neuere von Darwin begründete biologische Forschungsrichtung hat sich ihrerseits wiederum das Studium der Formen zur Aufgabe gestellt und zwar nach zwei Richtungen hin. Auf der einen Seite macht sie die Anpassung der Körperteile teils an die Umgebung, teils an bestimmte nutzbringende Funktionen im Haushalte der Pflanze („Epharmonie" in der Pflanze: Vesque) zum Gegenstand ihrer Betrachtung; auf der anderen Seite erhält auch der Begriff der Metamorphose eine neue Beleuchtung, und es gilt jetzt nicht mehr die Frage nach einer ideellen Umwandlung, beispielsweise des ganz abstrakt aufgefassten Blattes, sondern es dreht sich um eine wirkliche, reelle Umbildung der verschiedenen Körperteile im Laufe der Zeit zu anderen Formen, d. h. um ihre Phylogenese. Darnach ist z. B. die Schlingranke einer Vitis-Art oder der photophile Spross einer Monotropa,

Orobanche oder eines anderen chlorophyllosen Parasiten oder Saprophyten nicht ganz allgemein ein umgewandelter Spross, sondern ein metamorphosierter Laubspross; Kelch-, Kron-, Staub- und andere Blätter sind nicht bloss ideelle Metamorphosen des Grundblattes, sondern reelle Metamorphosen des Laubblattes (Göbel).

Für diese Forschungsrichtung besitzen die experimentell gewonnenen oder in der Natur vorkommenden Beispiele für Veränderungen in der Ontogenese durch direkte äussere Einwirkungen grosses Interesse; hierher gehören Fälle wie der auf S. 56 abgebildete, wo ein Laubspross durch Überdecken mit Erde den Charakter eines geophilen Sprosses annimmt: die Laubblätter werden kleiner, der Spross wird farblos und das Sprossende wird hakenförmig umgebogen, so dass es bei seinem Wachstum wesentlich leichter und ohne Schaden für die zarte Spitze den Boden durchdringen kann. In ganz derselben Weise werden die Ausläufer aller anderen mehrjährigen Kräuter umgebildet, wenn sie aus dem Lichte in Dunkelheit oder umgekehrt aus der Erde an das Licht gelangen; wir erinnern hier an die Häufelung der Kartoffeln (S. 80) oder an die vielen durch Einwirkung des Wassers hervorgerufenen Umbildungen des Laubblattes usw. Auf S. 56 wurde angeführt, dass Nieder- oder Hochblattanlagen zur Entwickelung von Laubblättern gezwungen werden können; das gleiche gilt für den umgekehrten Fall.

Diese ontogenetische, d. h. während der Entwickelung des Individuums vor sich gehende Metamorphose steht im Zusammenhang mit dem Funktionswechsel, welchen der Lebenslauf des Individuums mit sich bringt. Sie ist gleichzeitig ein Abbild der phylogenetischen Entwickelung, welche, wie wir annehmen, sich im Leben der Art im Laufe der Zeiten abgespielt hat, und infolge deren das Lager der Thallophyten sich zum belaubten Spross, zunächst der Gefässkryptogamen, und das Laubblatt bei diesen letzteren dann sich nach und nach zu den verschiedenen Blattorganen der höheren Pflanzen umgeformt hat. Mit der Metamorphose des Blattes ging die Metamorphose des Sprosses parallel (siehe S. 47). Die Entstehungsgeschichte der Wurzel ist uns noch vollkommen rätselhaft.

Dritter Abschnitt.

Die Pflanzenzelle und ihre Bestandteile.

Kap. 17. Die Zelle und ihre Organe.

80. Eine vollkommen ausgestaltete Pflanzenzelle besteht aus 1. dem Protoplasma, dem Träger des Lebens in der Zelle (vergl. S. 8 ff.), 2. dem Zellsafte und 3. der Zellwand, welche das Ganze einschliesst und begrenzt.

Im Protoplasma können wir unter dem Mikroskope einen weicheren, leichter beweglichen Teil, welchen man als Cytoplasma (d. h. Zellplasma) bezeichnet, von den in diesem liegenden, besonders abgegrenzten und etwas festeren Teilen, nämlich dem Zellkern (oder mehreren Kernen) sowie anderen später zu besprechenden Organen, unterscheiden.

Das Cytoplasma besteht aus einer durchsichtigen, in der Regel farblosen Grundsubstanz (Hyaloplasma, d. h. wasserklares Plasma) und einer Menge von kleinen, in das Hyaloplasma eingelagerten Körperchen, deren Gegenwart das Cytoplasma als Ganzes körnig (Fig. 3, S. 4), grau und undurchsichtig erscheinen lässt. Diese Körperchen, welche in verschiedener Grösse bis herab zu eben noch unterscheidbaren Körnchen, Mikrosomen[1]), auftreten, sind zum Teil Stoffwechselprodukte des Protoplasma, teils stellen sie selbständige Organe dar.

Die chemische Zusammensetzung des Cytoplasma ist äusserst kompliziert. Eiweissstoffe bilden einen sehr wesentlichen Bestandteil des Cytoplasma, welches indessen eine ganze Reihe von anderen Verbindungen enthalten kann, z. B. Kohlehydrate, Fette, phosphorhaltige organische Substanzen, verschiedene Salze usw. Das Cytoplasma reagiert gewöhnlich schwach alkalisch.

Zur Entfaltung voller Lebenstätigkeit braucht das Cytoplasma Wasser in reichlicher Menge und erhält dadurch eine schleimig-flüssige Konsistenz. Das gilt besonders vom Cytoplasma, welches durch Zellwände eingeschlossen ist; nacktes Cytoplasma, z. B. das der Plasmodien der Schleimpilze (Fig. 3, S. 4) ist in der Regel von etwas zäherer Beschaffenheit. In eingetrockneten Pflanzenteilen, z. B. im Samen, ist das Cytoplasma hart und spröde und befindet sich im Zustande vollkommener Untätigkeit.

An seiner Oberfläche, sowohl nach aussen als nach innen gegen die Safträume (Vakuolen) zu, ist das Cytoplasma immer durch eine festere,

[1]) μικρός klein, σῶμα Körper.

kornfreie und hyaline Hautschicht begrenzt (vergl. S. 5). Als eine eigentliche Haut kann indessen diese Schicht nicht aufgefasst werden, denn wenn sie auch nach aussen sich scharf absetzt, so geht sie doch nach innen ebenmässig in das wasserreichere, beweglichere Cytoplasma über; bringt man dieses letztere durch wasserentziehende Mittel dazu, sich von der Zellwand zurückzuziehen, so geht auch die Hautschicht mit dem Reste des Plasma mit, ohne dass sich, selbst unter der kräftigsten Einwirkung, Falten bilden. Die Rolle der Hautschichten bei der Stoffaufnahme und -abgabe soll in einem späteren Kapitel (Kap. 21) eingehendere Besprechung finden.

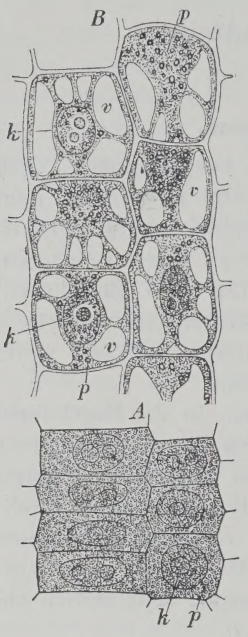


Fig. 161. Zellen in verschiedenen Stadien der Entwickelung aus der Wurzelspitze des Mais. *p* Cytoplasma; *v* Vakuolen (Safträume); *k* Zellkerne. (Sachs.)

Über den feineren Bau des Cytoplasma wissen wir nichts Bestimmtes. Die einen nehmen eine schaumige Struktur desselben an, die anderen lassen das Plasma aus feinen Fäden sich aufbauen; wieder andere sehen in ihm ein Konglomerat feinster Körnchen. In verschiedenen Entwickelungsstadien und je nach den zur Untersuchung verwandten Härtungsmitteln lassen sich Verschiedenheiten im Bau konstatieren, welcher also nicht unveränderlich ist. Oft, besonders vor eintretender Kernteilung, kann man im Cytoplasma sowohl fädige Bildungen wie schaumige Struktur beobachten.

81. Zellsaft. In jungen, von einer Zellwand umschlossenen Zellen, z. B. an der Spitze der Wurzel und der Sprossachse, füllt das Protoplasma oft den ganzen Raum der Zelle aus (Fig. 161 *A*). In etwas älteren Zellen dagegen (Fig. 161 *B*) treten im Cytoplasma Hohlräume, Safträume oder Vakuolen, auf, welche mit einer wässrigen, klaren und meist sauer reagierenden Flüssigkeit, dem Zellsaft (vergl. S. 1), erfüllt sind. Im Zellsaft finden sich eine Reihe verschiedener Substanzen in Lösung, z. B. Zuckerarten, etwas Eiweiss, Säuren, Salze, Amide, Farbstoffe usw. Die Vakuolen liegen niemals unmittelbar an der Zellwand; unter allen Umständen ist diese letztere nach innen zu von Cytoplasma bekleidet.

Anfänglich liegen die Vakuolen getrennt voneinander; mit dem Älterwerden und Anwachsen der geschlossenen Zelle nehmen auch die Safträume an Grösse zu und verschmelzen schliesslich miteinander zu einer einzigen Vakuole. In vielen Fällen bleiben Plasmafäden und -bänder durch den Raum der Zelle hindurch ausgespannt (Fig. 161, 162); in der Regel aber liegt das Cytoplasma nur noch in einer dünnen Lage der Zellwand angeschmiegt, und die Zelle besteht dann aus: 1. der Zellwand nach aussen hin, 2. der innerhalb dieser liegenden schlauchartigen Schicht von Cytoplasma (gewöhnlich Wandplasma, wandständiges Plasma genannt), in welches der Zellkern usw. eingebettet ist und 3. dem Zellsaft innerhalb des wandständigen Plasmaschlauches. Das Wandplasma kann in so dünner Schicht der Zellhaut anliegen, dass es nicht unmittelbar unter dem

Mikroskope wahrnehmbar ist; es kann dann entweder durch Färbung oder aber durch wasserentziehende Reagentien zur Darstellung gebracht werden, durch deren Anwendung es sich von der Zellwand zurückzieht.

Die oben erwähnte Hautschicht, welche das Cytoplasma gegen die Vakuolen abgrenzt, ist nicht ohne weiteres für alle gelösten Stoffe durchlässig; infolgedessen treten im Zellsaft häufig Stoffe in Lösung auf, welche sich nicht im Plasma finden und umgekehrt. Ein schlagendes Beispiel hierfür ist der Gegensatz zwischen der (schwach) alkalischen Reaktion des Cytoplasma und der sauren Reaktion des Zellsaftes.

Fig. 162. Zelle aus einem Haar des Kürbis *(Cucurbita)*. Vom wandständigen Plasma spannen sich ausser einem dicken Cytoplasmastrang, welcher den Zellkern enthält, eine Menge feiner Stränge und Fäden durch den Zellraum. (Sachs.)

Nicht selten kommen eigenartige kleine Safträume mit einem von dem Zellsaft der anderen Vacuolen abweichenden Inhalt vor; sie sind oft nur von einer dünnen Schicht Cytoplasma (oder einer Fällungsmembran) umgeben und bilden freiliegende Saftbläschen (Physoden).

Bei gewissen Algen und Pilzen finden sich kontraktile oder pulsierende Vakuolen, d. h. Safträume, welche in kurzen Zwischenräumen verschwinden und wieder zum Vorschein kommen (siehe S. 3 und Fig. 2). Durch plötzliches Zusammenziehen verschwindet der Saftraum sehr schnell; nur langsam tritt er wieder auf und gewinnt allmählich seine alte Grösse wieder. Die Zeitabschnitte zwischen zwei Kontraktionen sind sehr oft ganz regelmässig, z. B. 10—15 Sekunden. Diese kontraktilen Vakuolen sind als besondere, von den gewöhnlichen Safträumen wesentlich verschiedene Organe zu betrachten. Hugo de Vries fasst auch die Hautschichten, welche die Safträume und Saftbläschen umgeben, als besondere selbständige Organe im Protoplasma auf (Tonoplasten). Darnach sollen sich die Safträume in der Weise bilden, dass ursprünglich ganz kleine Tonoplasten anwachsen, sich mit Saft füllen und miteinander verschmelzen. Es ist in der Tat nachgewiesen, dass Saftbläschen in verschiedenen Fällen sich durch Teilung gebildet haben. Man kann indessen in nackten Protoplasmamassen, z. B. bei Schleimpilzen, unzählige Safträume entstehen lassen, wenn man eine geeignete lösliche Substanz in Pulverform im Cytoplasma verteilt: um jedes feinste Teilchen der Substanz bildet sich dann ein Saftraum mit typischer Hautschicht (Pfeffer). — Unter Aggregation versteht man die u. a. von den Drüsenhaaren von Drosera bekannte Erscheinung (Darwin, de Vries), dass der grosse Saftraum der Zelle durch Reizung und durch Einwirkung bestimmter Substanzen in eine Menge kleiner Safträume zerfällt, während das Cytoplasma in lebhafte Bewegung gerät.

Eine Anzahl von blaugrünen Algen (Phycochromaceen) besitzen eigene Luftvakuolen, d. h. lufterfüllte unregelmässige Hohlräume im Protoplasma, durch welche die Zellen auf der Oberfläche des Wassers schwimmend erhalten werden (die im Sommer auf stehenden Gewässern auftretende „Wasserblüte").

82. Die Bewegungen des Cytoplasma. Der Eigenbeweglichkeit des nackten Protoplasma von einem Orte zum andern ist bereits gelegentlich in Kap. 1 Erwähnung getan worden. Diese Bewegungen der ganzen Zelle

sollen zusammen mit spontanen Ortsveränderungen verschiedener einzelliger, mit Zellhaut versehener Pflanzen in einem späteren Abschnitte eingehender besprochen werden. Hier handelt es sich nur um die Bewegungen im Inneren des Cytoplasma. Solche Bewegungen, Verschiebungen der einzelnen Teile finden unablässig im lebenstätigen Plasma statt: sie bilden eine notwendige Voraussetzung für Entwickelung, Wachstum und Stoffumsatz.

Die Bewegungen geschehen auf verschiedenerlei Weise. Im nackten Protoplasma, besonders bei amöbenartigen Organismen, lassen sich oft recht lebhafte, wechselnde Strömungen beobachten, welche bei der Fortbewegung dieser Organismen eine wesentliche Rolle spielen (Fig. 6, S. 5). Die rhythmischen Veränderungen der pulsierenden Vakuolen kommen höchstwahrscheinlich zum Teil durch Kontraktionen des Cytoplasma zustande.

In Zellen, welche von einer Membran umschlossen sind, treten die Bewegungen im Cytoplasma unter zwei Typen auf: Rotation und Cirkulation. Rotation findet in Zellen statt, welche nur wandständiges Plasma besitzen; das Cytoplasma bewegt sich hier in einem in sich selbst zurücklaufenden gleichmässigen Strom um den grossen Saftraum an der einen Seite der Zelle hinauf und auf der anderen Seite wieder herab. Die Rotation verläuft immer in gleicher Richtung, und wenn der Strom eine gewisse Breite erreicht, so werden der aufsteigende und der absteigende Teil aneinander grenzen und hier eine neutrale Zone zwischen sich lassen (Interferenzstreifen). Die äusseren, unmittelbar der Zellwand anliegenden Hautschichten bleiben, wie es scheint, immer in Ruhe. Die Rotation lässt sich leicht in verschiedenen Haaren, namentlich in den Wurzelhaaren vieler Wasserpflanzen, und ebenso in den langen Zellen der Characeen beobachten. Bei diesen letzteren bleibt gewöhnlich eine verhältnismässig dicke Schicht des Cytoplasma in Ruhe, und in dieser Schicht liegen die Chlorophyllkörner, welche indessen der Stromrichtung im bewegten Teil des Plasma folgend in Längsreihen angeordnet sind. In vielen Fällen, z. B. in den Blättern von Elodea canadensis, Vallisneria spiralis u. a., kann bei Untersuchung unversehrter Organe keine Bewegung wahrgenommen werden; sobald aber die Pflanzenteile z. B. durch Schneiden mit dem Messer bei der Präparation verletzt werden, tritt in den Zellen in der Nachbarschaft der Wunde lebhafte Bewegung auf, welche sogar oft ausreicht, die Chlorophyllkörner mit sich fortzureissen. Dasselbe gilt auch für die viel häufiger vorkommende Cirkulation des Cytoplasma (Fig. 162). Für die Cirkulation sind zahlreiche veränderliche Ströme charakteristisch, welche sich teils im wandständigen Plasma, getrennt durch Partien von ruhendem Cytoplasma, teils von diesem ausgehend, in den Cytoplasmafäden und -strängen durch den Saftraum der Zelle bewegen; doch ist auch hier die äussere Hautschicht in Ruhe. Die Ströme bilden ein Netzwerk, welches unaufhörlich seine Form verändert; neue Stränge entstehen, alte werden in das wandständige Plasma eingezogen oder sie verschmelzen mit anderen. Innerhalb der einzelnen Stränge sehen wir die Körnchen des Plasma in Bewegung, oft nur in einem einzelnen Strom; in dickeren Strängen dagegen fliessen sie manchmal in mehreren

Strömen in entgegengesetzter Richtung an einander vorbei. Das einzelne Körnchen kommt bald rascher, bald langsamer von der Stelle; gelegentlich kann es auch ganz still stehen oder gar die Richtung ändern und sich rückwärts gegen den Strom bewegen.

Im ganzen ist überhaupt die Bewegungsrichtung der Mikrosomen durchaus nicht immer durch die des Cytoplasma bestimmt; das Plasma kann beinahe vollkommen ruhig sein, während ein Strom von Körnchen durch dasselbe hindurchläuft (Heidenheim). Auch die Bewegungen der Chlorophyllkörner und der Zellkerne resp. die von diesen Organen eingenommene Stellung in der Zelle ist sehr oft ziemlich unabhängig von den Bewegungen des Cytoplasma. Die Lebhaftigkeit der Bewegungen wird, ausser durch Verwundung und ähnliche Eingriffe, in hohem Masse von der Temperatur beeinflusst; den höchsten Grad der Steigerung findet sie bei 28—35° C. Für die höheren Pflanzen sind die Plasmabewegungen an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden. Die grösste bisher beobachtete Bewegungsgeschwindigkeit im Cytoplasma beträgt ca. 10 mm in der Minute, im Brennhaare der Brennessel ca. 0,3 mm in der Minute.

Die physiologische Bedeutung der Plasmaströmung liegt wohl in der damit erreichten Verbreitung der Stoffe in der Zelle; die Strömungen erleichtern nicht allein den Verkehr zwischen den einzelnen Teilen des Zellkörpers, sondern auch den Verkehr von Zelle zu Zelle. Einfache Diffusionsströmungen, ohne Mitwirkung der energischen Vermengung aller Teile, welche durch die genannten Bewegungen hervorgerufen wird, spielen sich allzu langsam ab, als dass sie für sich allein imstande wären, eine schnelle Leitung der Stoffe durch die Pflanze hin zu bewerkstelligen. Mit dieser Auffassung stimmt auch die Beobachtung vortrefflich überein, dass die Plasmabewegungen in hohem Grade durch Verwundung der Pflanze beschleunigt werden; nach solchen Beschädigungen steigt der Stoffumsatz ganz bedeutend, und es liegt im Interesse der Pflanze, Baustoffe in reichlicher Menge nach den Geweben in der Umgebung der Wunde hinzuführen. Eine sehr lebhafte Strömung des Cytoplasma lässt sich in jungen, Sporangien bildenden Hyphen von Phycomyces (Fig. 10) und anderen Phycomyceten beobachten.

83. Der Zellkern. Wohl in jeder lebenden Zelle findet sich zum mindesten ein Zellkern (nucleus cellulae). Die meisten Zellen besitzen nur einen Kern; doch treten gelegentlich, besonders in sehr langen oder grossen Zellen, mehrere bis viele Kerne auf, z. B. bei den Schlauchalgen (Siphoneen, Fig. auf S. 8), bei den Characeen (Fig. auf S. 16), in Pilzhyphen, Milchsaftgefässen, jungen Bastzellen usw.

Der Zellkern besitzt bei ganz jungen Zellen meist Kugelform. In erwachsenen Zellen richtet sich seine Gestalt viel häufiger nach der Form der Zelle; in kurzen Zellen bleibt der Kern in der Regel ellipsoidisch oder linsenförmig, während er in langgestreckten Zellen ebenfalls langgestreckt wird und in besonders schmalen Zellen sogar wurm- bis fadenförmig werden kann. Im übrigen kommen auch unregelmässige, gelappte, verzweigte oder

amöbenartige Kerne vor, so z. B. in älteren Zellen der Characeen usw. und in den vegetativen Zellen mancher Pollenkörner. Der Kern liegt regelmässig im Cytoplasma eingebettet und nimmt bei jungen, noch ganz vom Protoplasma erfüllten Zellen häufig die Mitte der Zelle ein (Fig. 161); bei etwas älteren Zellen liegt er bald im wandständigen Plasma, bald in einem der Cytoplasmastränge. Finden sich in einer Zelle zwei oder mehrere Kerne, so halten sich diese, unabhängig von den Plasmaströmungen, mit Vorliebe in einer gewissen Entfernung voneinander auf; eine Erklärung für dieses gegenseitige Abstossen ist bis jetzt nicht gelungen (Fig. 181, S. 136).

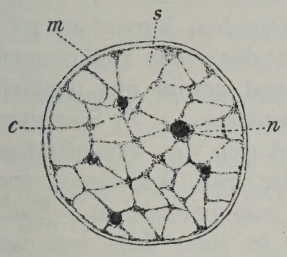
Die Grösse des Kernes kann sehr verschieden sein und ist selbstredend zum Teil durch die Grösse der Zelle bedingt; die kleinsten Kerne finden wir bei Mikroorganismen und im allgemeinen bei Pilzen, die grössten im Sameneiweiss vieler Monokotylen und in den Spermatozoïden der Cycadaceen. Die Kerne im jungen Sameneiweiss von Fritillaria sind ca. 0,05 mm lang und gut halb so breit, während die Kerne in den Hyphen von Phycomyces nitens nur ca. 0,002 mm lang und kaum ebenso breit sind. Derartig kleine Kerne, also besonders diejenigen der Pilze und niederen Algen, lassen sich nur durch Färbung, z. B. mit Haematoxylin, Safranin, Eosin und ähnliche Farbstoffe, nachweisen. Die Färbungsmethoden beruhen auf der Beobachtung, dass Cytoplasma und Kern nach ihrem Absterben begierig Farbstoffe aufnehmen. Da die Kerne die Fähigkeit, gewisse Farbstoffe zu speichern, meist in höherem Grade besitzen als das Cytoplasma, so treten sie durch kräftigere Färbung aus diesem hervor.

In chemischer Beziehung unterscheidet sich der Kern vom Cytoplasma wesentlich dadurch, dass er, ausser Eiweissstoffen, in bedeutender Menge Nucleïn enthält. Man versteht unter Nucleïn eine Gruppe von Substanzen, vorwiegend Eiweissen und Nucleïnsäuren, welch letztere sich in Phosphorsäure, Xanthinbasen usw. spalten können.

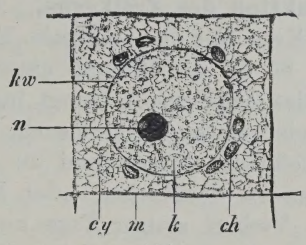
84. Der feinere Bau des Zellkerns ist sehr kompliziert und lässt sich nur mit Hilfe besonderer Präparationsmethoden studieren. Es lassen sich an ihm vier verschiedene Bestandteile unterscheiden: 1. die Kernwandung (Fig. 163 *m*), welche den Kern gegen das Cytoplasma zu abgrenzt und in der Regel von weit dichterer Beschaffenheit ist als die Hautschicht des Cytoplasma. 2. das Kerngerüst *(c)*. Es besteht aus Fäden oder Strängen, welche ein zusammenhängendes Netzwerk bilden, solange der Kern in Ruhe ist. In der Grundmasse dieses Gerüstes, dem nur schwach sich färbenden sog. Linin, sind in grosser Menge äusserst kleine Körnchen eingelagert, welche ihrerseits begierig Farbstoffe aufnehmen und festhalten und nach dieser Eigenschaft als Chromatinkörnchen bezeichnet werden. Die Chromatinkörnchen enthalten den grössten Teil des Nucleïns. 3. Zwischen den Fäden des Kerngerüstes finden sich ferner ein oder mehrere Kernkörperchen (nucleoli), welche vorzugsweise Eiweissstoffe u. dergl. enthalten und an Grösse die Chromatinkörnchen wesentlich übertreffen (Fig. 163 *n*). Die Kernkörperchen sind in der Regel rund; sie sind stark lichtbrechend und binden ebenso wie die Körnchen des Gerüstes sehr energisch Farbstoffe, so dass sie am Kern sofort lebhaft in die Augen fallen. 4. Die Zwischenräume im Kerngerüst (Kernhöhle) sind mit einer hyalinen, wie es scheint strukturlosen Masse ausgefüllt, welche man als Kernsaft *(s)* bezeichnet.

Während die geformten Teile allem Anschein nach sauer reagieren, besitzt der Kernsaft alkalische Reaktion.

Von der Kernwandung gehen oft strangartige Fortsätze aus (Fig. 165), welche gleichsam den Kern mit den äusseren Hautschichten des Cytoplasma oder mit verschiedenen anderen besonderen Organen in der Zelle, z. B. den Chromatophoren (vergl. § 87), verbinden. Wächst die Zelle stark in die



163



164

165

Fig. 163. Schema der Kernstruktur; für Tiere und Pflanzen gemeinsamer Typus. *m* Kernwandung, welche der Deutlichkeit halber in einem geringen Abstande vom Kerngerüste *c* gezeichnet ist; *s* Kernsaft; *n* Kernkörperchen, Nucleolus. (R. Bergh.) — Fig. 164. Zelle aus dem Vegetationspunkt einer phanerogamen Pflanze. *k* Zellkern; *kw* Kernwandung; *n* Nucleolus; *cy* Cytoplasma; *ch* Chromatophoren; *m* Zellwand. (Strasburger.) — Fig. 165. Oberhautzelle von *Hyacinthus*. Von der Kernwandung gehen Fortsätze bis zur Hautschicht des Cytoplasma, welches sich bei der Herstellung des Präparates etwas von der Wand zurückgezogen hat. (Miehe.)

Länge, so muss auch der Kern infolge der Dehnung dieser Stränge die oben erwähnten langgestreckten Formen annehmen. Werden die Stränge bei der Präparation zerstört, so kehrt der Kern oft wieder zur rundlichen Form zurück (Miehe, Lidforss u. a.).

85. Centrosomen. Mit den Zellkernen eng verknüpft sind die gewiss in allen tierischen und auch in vielen Pflanzenzellen vorkommenden Centrosomen (Polkörper, Zentralkörper oder Attraktionssphären); sie können nur durch besondere Präparations- und Färbungsmethoden sichtbar gemacht werden.

Die Centrosomen sind sehr kleine rundliche Körper (Fig. 166 *c*), welche manchmal von helleren Zonen umgeben sind. Von diesen Centrosomen strahlen nun in manchen Fällen, und namentlich bei der Kernteilung, zarte faden- oder strangartige Bildungen aus, welche eine hervorragende Rolle bei den Teilungsprozessen des Kernes spielen. Nach Strasburgers neueren Untersuchungen lassen sich Centrosomen in einer Anzahl von Fällen bei Thallophyten und Bryophyten nachweisen, während es bisher nicht gelang,

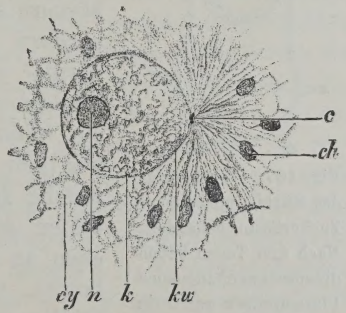


Fig. 166. Kern mit dem umliegenden Cytoplasma aus einer Zelle einer jungen Braunalge (Phaeophycee). *k* der Kern; *c* Centrosom, von welchem feine Fäden ausstrahlen. Die übrigen Bezeichnungen haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 164. (Strasburger.)

sie bei Gefässkryptogamen und Phanerogamen aufzufinden. — Damit ist jedoch noch nicht gesagt, dass sie bei den letzteren wirklich nicht vorkommen; die von Guignard abgebildeten grösseren Centrosomen bei Phanerogamen sind indessen wohl als kleine Kernkörperchen oder ähnliche Bildungen oder auch bei der Präparation entstandene Fällungen im Cytoplasma aufzufassen (Fischer). Bei den Zellteilungen, welche zur Bildung von Spermatozoïden bei Farnen und gewissen Gymnospermen führen, sind indessen Körper nachgewiesen worden, die allem Anschein nach den Centrosomen entsprechen.

86. Die Funktion des Zellkerns. Aus zahlreichen Versuchen geht hervor, dass der Kern für die normale Tätigkeit der Zelle vollkommen unentbehrlich ist. So ist die Bildung einer Zellwand gewiss nur möglich unter Mitwirkung des Zellkernes. Bringt man Fadenalgen, z. B. Spirogyra oder Zygnema, in eine starke Zuckerlösung, so wird sich das wandständige Plasma von der Zellhaut ablösen und zu ein oder zwei kugeligen, frei im Zellraume liegenden Schläuchen oder Blasen zusammenziehen. Nach Verlauf einiger Tage nun wird in jeder Zelle nur diejenige Blase, welche den Zellkern enthält, eine neue Wand bilden, auswachsen und eventuell sogar die ganze Zelle regenerieren, während der kernlose Teil des Cytoplasma allmählich zu Grunde geht. Ganz ähnliche Verhältnisse hat man bei höheren Pflanzen, z. B. an Wurzelhaaren, beobachtet (Fig. 167). Oft hängen in solchen Fällen die scheinbar ganz getrennten Cytoplasmakugeln noch durch äusserst feine Stränge zusammen; diese Verbindung genügt dann, um auch für den kernlosen Teil Wandbildung zu ermöglichen; ja selbst wenn das kernlose Bläschen nur durch die äusserst feinen Plasmafäden, welche die Zellwände durchziehen, mit der kernhaltigen Nachbarzelle in Verbindung bleibt, wird es unter deren Einwirkung zur Wandbildung schreiten (Townsend). Bei niederen Algen ist die Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern allerdings nicht unmittelbar vom Kern abhängig, sondern geht anfangs in den kernlosen Teilen ganz normal vor sich. Bei ähnlichen Versuchen mit Moosblättern usw. tritt jedoch überhaupt keine Stärkebildung ein, wenn der Kern fehlt. In jungen Pflanzenteilen sehen wir den Kern gerade an denjenigen Wänden liegen, welche am stärksten wachsen oder sich besonders ausbilden sollen; so buchten sich z. B. die Wurzelhaare eben an den Stellen aus, wo der Zellkern liegt (Haberlandt), und die Kerne können sich nach denjenigen Stellen in der Zelle hinbewegen, wo ein besonders lebhaftes lokales Wachstum eintreten soll, wo also z. B. die Zellwand verdickt werden soll.

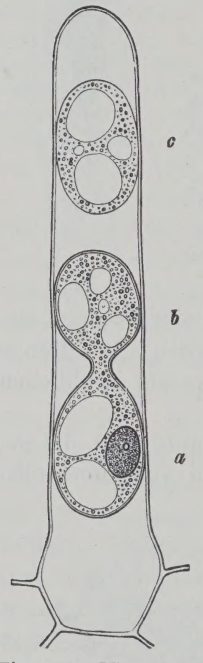


Fig. 167. Wurzelhaar des Kürbis, mit starker Zuckerlösung behandelt. Nach drei Tagen haben die zusammenhängenden Plasmateile *a* und *b* (in *a* ist der Kern sichtbar) sich mit einer neuen Wand umgeben; der isolierte kernlose Teil *c* ist nackt geblieben. (Pfeffer.)

Der Zellkern spielt ferner eine Rolle bei mancherlei Stoffumwandlungsprozessen. In Zellen, welche plötzlich

in lebhafte Tätigkeit treten, z. B. bei der Sekretion in den Drüsenhaaren von Drosera nach einem Reize irgend einer Art, lassen sich auffallende Veränderungen an den Kernen wahrnehmen; sie werden kleiner und wesentlich reicher an Chromatin, welches zu dichteren Gruppen zusammentritt und in seinem Verhalten an die Vorbereitung zur Kernteilung erinnert. Wenn die Sekretion aufhört, erlangt auch der Kern allmählich seine ursprüngliche Form und Grösse wieder (Rosenberg). Atmung und Kohlensäureassimilation scheinen indessen unabhängig vom Kerne vor sich zu gehen, dessen Umlagerungen bei der Kernteilung wiederum nicht an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden sind (Fig. 177, S. 134).

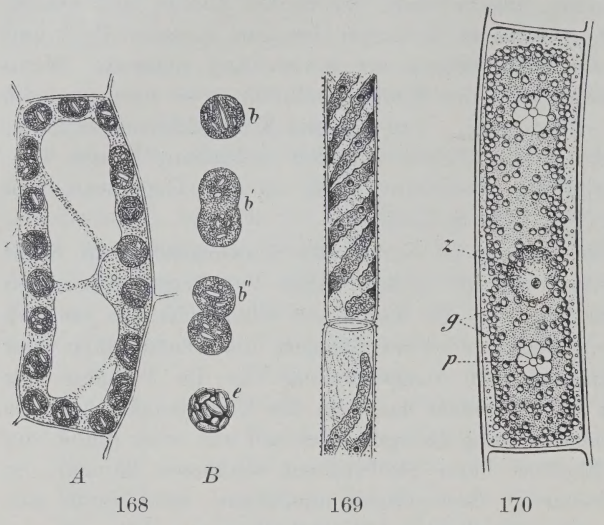
In bestimmten Fällen stehen die Kerne der Schwärmzellen in enger Verbindung mit den Cilien; bei der mehrkernigen Vaucheria entspringen die Cilien eben an den Stellen, wo die Kerne der Oberfläche der nackten Zelle anliegen. In anderen Fällen scheinen dagegen die Centrosomen oder andere Organe im Protoplasma den Ausgangspunkt für die Tätigkeit der Cilien zu bilden. — Auch im Tierreiche hat man die Unentbehrlichkeit des Kernes für die normale Entwickelung nachgewiesen und aus einer Reihe von Erfahrungen auf seinen Einfluss beim Stoffwechsel schliessen können; so können viele Kerne amöbenartige Bewegungen ausführen, feste Stoffe aufnehmen und ausscheiden usw. (Heidenheim, Korschelt u. a.).

Unter Berücksichtigung des Verhaltens des Kernes bei der Zellbildung und bei der Befruchtung sind eine Reihe von Forschern zu der Überzeugung gelangt, dass derselbe (insonderheit die Chromatinkörnchen) der einzige Träger der erblichen Eigenschaften sei und dadurch einen bestimmenden Einfluss auf die Entwickelung in allen ihren Einzelheiten ausübe. Doch steht diese Lehre durchaus nicht absolut fest. Wir wissen nur, dass für normale Lebenstätigkeit Cytoplasma und Zellkern gleich unentbehrlich sind: ein Zellkern, den man von seinem Cytoplasma trennt, geht bald zu Grunde, und dasselbe gilt für Cytoplasma ohne Kern.

87. Chromatophoren. Neben dem Zellkern finden sich in vielen Zellen, und immer im Cytoplasma eingebettet, eigentümliche, verschieden geformte Körper von etwas dichterer Beschaffenheit als das Cytoplasma. Wir fassen sie unter der gemeinsamen Bezeichnung Chromatophoren (Farbstoffträger) zusammen. Sie sind schon in ganz jungen Zellen (Fig. 164) nachweisbar, wo sie indessen meist noch ausserordentlich klein sind. Sie nehmen an Grösse zu, vermehren sich durch Teilung (Einschnürung, Fig. 168) und können oft auch ausserhalb der Zelle noch eine Zeitlang am Leben bleiben. Sie stellen also besondere, bis zu einem gewissen Grade selbständige Organe in der Zelle dar. Nach ihrer Beschaffenheit kann man sie einteilen in 1. Chloroplasten, 2. Leucoplasten und 3. Chromoplasten. Diese drei Gruppen lassen sich indessen nicht scharf gegeneinander abgrenzen. — Auch andere zusammenfassende Bezeichnungen sind für Chromatophoren in Anwendung gekommen, z. B. Plastiden, Leuciten, Trophoplasten.

88. Chloroplasten (Chlorophyllkörper) sind Chromatophoren, welche durch einen Farbstoff (Chlorophyll, Blattgrün) grün gefärbt sind. Am

häufigsten erscheinen sie in der Gestalt runder, scheibenförmiger Körper, der Chlorophyllkörner (Fig. 168). Bei bestimmten Lebermoosen und bei einer Anzahl von Algen haben die Chlorophyllkörper eigentümliche, charakteristische Formen; sie können als Platten oder Bänder (Fig. 170), gelappte oder sternförmige Scheiben (so bei Zygnema) oder schraubenförmig gewundene Bänder (Fig. 169) auftreten. In ganz jungen Zellen sind sie farblos. Die Chlorophyllkörper liegen stets im Cytoplasma, hauptsächlich im wandständigen Plasma eingebettet, wo sie eine einzige Schicht bilden, und können verschiedene Stellungen innerhalb der Zelle einnehmen, welche in enger Beziehung zur Belichtung stehen und im 6. Abschnitt eingehender besprochen werden sollen.



168 169 170

Fig. 168. *A* Zelle aus einem Moosblatte. Die Chlorophyllkörner liegen im Wandplasma. Die hellen Flecke in ihrem Innern sind Stärkekörner. *B b—b''* ein in Zweiteilung begriffenes Chlorophyllkorn; *c* ein mit Stärke vollgefülltes Chlorophyllkorn (Sachs). — Fig. 169. Teil eines Zellfadens von Genicularia. Dargestellt sind die Enden zweier Zellen mit schraubenförmig gewundenen Chlorophyllkörpern (de Bary). — Fig. 170. Eine Zelle von Mesocarpus. Der Chlorophyllkörper ist plattenförmig und allseitig von Protoplasma umgeben. *p* Pyrenoid mit einem Kranze von Stärkekörnern; *z* Zellkern; *g* Gerbstoffblasen (Zimmermann).

Viele Chlorophyllkörper bilden normalerweise in ihrem Inneren Stärke (Fig. 168). An Stelle von Stärke treten in manchen Fällen Öltropfen auf.

Die Chlorophyllkörper haben, wie man annimmt, eine schwammig-poröse Struktur; der Farbstoff erfüllt in einer öligen oder wachsartigen Substanz verteilt die Hohlräume. — Bei allen Algen mit grossen Chlorophyllkörpern (sowie bei einigen Arten mit kleinen Chlorophyllkörpern) beobachtet man in diesen besondere Herde für die Stärkebildung, die sogenannten Pyrenoide (Fig. 170). Die blaugrünen Algen (Cyanophyceen) besitzen keine besonders geformten Chlorophyllkörper; hier enthält die äusserste Schicht des Cytoplasma den Farbstoff.

Chlorophyll[1]) (Blattgrün) heisst der Farbstoff — oder richtiger die Mischung von Farbstoffen —, welcher im allgemeinen den grünen Pflanzenteilen ihre Farbe verleiht. Er fehlt bei den Pilzen; die grünen Farben, welche wir beim „Schimmel", bei gewissen Agaricaceen u. a. treffen, sind von ganz anderer Natur. Im Tierreich erscheint das Chlorophyll bei gewissen Vorticella-Arten; wenn man früher annahm, dass der Farbstoff auch bei

[1]) χλωρός grün, φύλλον Blatt.

verschiedenen anderen Protozoën auftrete, so wurde man dadurch irre geführt, dass dieselben kleine, einzellige Algen in sich aufgenommen hatten. Das Chlorophyll ist in Wasser unlöslich; es löst sich dagegen in Alkohol, Äther, fetten und ätherischen Ölen und ähnlichen Lösungsmitteln leicht zu einer grünen, lebhaft rot fluoreszierenden Flüssigkeit. Die Absorption des Chlorophylls durch bestimmte rote und blaue Strahlen, welche zum Verständnis der Rolle des Chlorophylls im Leben der Pflanze von Wichtigkeit ist, wird im 6. Abschnitt behandelt. Das Chlorophyll, wie es als Auszug aus den Pflanzenteilen gewonnen werden kann, stellt nicht einen einheitlichen Körper im chemischen Sinne dar, sondern besteht zum mindesten aus zweien und zwar 1. einem rein grünen Farbstoff, dem eigentlichen Blattgrün, und 2. einem oder mehreren gelben Farbstoffen. Einer von diesen ist identisch mit dem von der gelben Rübe, Daucus Carota, her bekannten Farbstoff Carotin, welcher also im Pflanzen reiche ausserordentlich verbreitet ist.

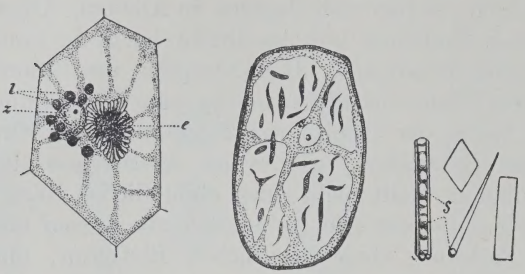
Gelber Farbstoff tritt bei vielen gelbblättrigen Varietäten, z. B. von Pyrethrum, Sambucus, Quercus u. a., so reichlich auf, dass er bei weitem das eigentliche Blattgrün überwiegt. Das Chlorophyll ist von komplizierter Zusammensetzung; es enthält Stickstoff und scheint in seiner elementaren Zusammensetzung und im Charakter in verschiedenen Hauptgruppen des Pflanzenreiches etwas zu variieren, ebenso wie selbst ein und dieselbe Pflanzenart etwas verschieden zusammengesetzte Chlorophyllmodifikationen enthalten kann (Gautier, Etard). Das Chlorophyll ist dem Haematin verwandt, welches aus dem Farbstoff der roten Blutkörperchen gewonnen wird; Haematin und Chlorophyll haben bestimmte Atomgruppen gemeinsam (Nencki, Schunk und Marchlewsky). Wahrscheinlich tritt das Chlorophyll im lebenden Chlorophyllkorn in lockere oder festere Verbindung mit Carotin und Eiweissstoffen (Tswetts „Chloroglobin“ parallel dem Haemaglobin).

Eine Chlorophylllösung ist dem Lichte gegenüber sehr „unecht“. Der Farbstoff bleicht unter Sauerstoffaufnahme; ganz besonders unbeständig scheint das Blattgrün der Farne zu sein. Säuren verwandeln das Chlorophyll in einen schmutzig-braungrünen Körper; daher verfärben sich grüne Pflanzenteile mit stark saurem Zellsaft (z. B. Rumex Acetosa) rasch, wenn sie, etwa durch Abkochen, getötet werden, denn die Säure des Zellsaftes kann nun zu den Chlorophyllkörnern gelangen und den Farbstoff zerstören. Ein Zusatz von doppeltkohlensaurem Natrium erhält daher beim Kochen von Gemüsen deren frische grüne Farbe.

In den meisten Pflanzen entsteht Chlorophyll nur unter der Einwirkung des Lichtes; bei Lichtmangel werden gelbe Farbstoffe (Etiolin) gebildet. Bei mehreren niederen Algen, in Farnrhizomen sowie in den meisten Keimpflanzen von Nadelhölzern kann jedoch Chlorophyll auch im Dunkeln gebildet werden.

89. Leukoplasten treten teils als Stärkebildner (vergl. § 119), teils als Bildner anderer Produkte wie Öl usw. auf. Sie finden sich im allgemeinen in allen Pflanzenteilen, welche keine andere Chromatophoren besitzen, und sind besonders gut in vielen Oberhautzellen zu beobachten (Fig. 171*l*). Aus Leukoplasten in ganz jungen Pflanzenteilen gehen Chlorophyllkörper hervor; bringt man beispielsweise Kartoffelknollen an das Licht, so ergrünen die Leukoplasten in den oberflächlichen Teilen in kurzer Zeit. Doch fehlt

offenbar vielen Leukoplasten, zumal in der Wurzel, in den Zellen der Oberhaut und des Sameneiweisses, die Fähigkeit zu ergrünen. — Eine besondere Form von Leukoplasten sind die sogenannten Ölkörper, die in den Zellen der Lebermoose auftreten und in ihren Eigenschaften den ölreichen Plasmakörpern (Elaioplasten, Fig. 171 *e*) nahe stehen, welche sich in den Zellen bestimmter Orchideen (Vanilla) finden und auch in anderen Pflanzen vorkommen.



171 172 173

Fig. 171. Vanilla planifolia. Oberhautzelle von einem jungen Blatt; *e* Ölkörper; *l* Leukoplast; *z* Zellkern (Wakker). — Fig. 172. Zelle der Hagebutte (Rosa). Ausser Kern und Cytoplasma sieht man unregelmässige, meist spindelförmige Chromatophoren (E. Warming). — Fig. 173. Chromatophoren der gelben Rübe (Daucus Carota). *s* Stärkekörner (Schimper).

Unter der Bezeichnung Granula (Zimmermann) hat man sehr kleine farblose Körper im Protoplasma beschrieben, welche in vielen, auch in chlorophyllhaltigen Zellen auftreten; über ihre Rolle ist nichts näheres bekannt. — Bei Phycomyceten (Algenpilzen) und Florideen kommen langgestreckte, cylindrische Körper, sogenannte Vibrioïden, vor, welche sich durch Teilung vermehren und sich selbständig im Cytoplasma, in welchem sie eingelagert sind, bewegen können. Sie besitzen Ähnlichkeit mit Bakterien, sind aber unstreitig normale Organe der betreffenden Zellen (Swingle, Lagerheim).

90. Chromoplasten. Ganz nah verwandt mit den Chlorophyllkörpern sind die gelben, braunen, roten und blaugrünen Farbstoffkörper bei den braunen, roten und blaugrünen Algen. Die Verschiedenheit in den Farben beruht auf der Anwesenheit anderer Farbstoffe, welche mit dem Chlorophyll zusammen auftreten und, wie später noch besprochen werden soll, durch die Absorption bestimmter Strahlen des Spectrums Bedeutung für die Kohlensäureassimilation gewinnen.

Von den Chlorophyllkörpern weit schärfer unterschieden sind die in vielen farbigen Früchten, Blütenblättern und in anderen Körperteilen der Pflanze vorkommenden Farbstoffkörper. Sehr häufig entstehen sie durch Umbildung aus Chlorophyllkörnern oder Leukoplasten und können sehr verschiedene Formen annehmen. Oft bestimmt der auskristallisierende Farbstoff die Gestalt des Chromoplasten (Fig. 172, 173), in andern Fällen erscheint der Farbstoff ausgeschieden in Gestalt feinster Körnchen im Chromoplasten. Meist sind die an den Chromoplasten gebundenen Farben gelb oder rotgelb (z. B. in der Hagebutte, der gelben Rübe und in vielen Blüten); äusserst selten sind dagegen blaue Farbstoffkörper. In den allermeisten blauen und in vielen roten Pflanzenteilen sind die in Frage kommenden Farbstoffe im Zellsaft gelöst.

91. Die Zellwand wird immer vom Protoplasma angelegt; sie kann nur durch die Tätigkeit des Protoplasma wachsen und im Bau oder in ihrer chemischen Zusammensetzung sich verändern. In den allermeisten

Fällen bestehen die Zellwände im wesentlichen aus dem Kohlehydrat Cellulose (Zellstoff; der Name deutet auf den Ort des Vorkommens). Die Cellulose ist jedoch nie der einzige Bestandteil der Zellwände; je nach Alter und besonderer Entwickelung können diese in chemischer und physiologischer Beziehung höchst verschieden sein (siehe weiter unten Kap. 20).

Kap. 18. Zellbildung.

92. Jede Zelle stammt von einer anderen Zelle ab (Omnis cellula e cellula, Virchow). Die Zellen jeder Pflanze, welche das Produkt eines Befruchtungsvorganges ist, entstehen insgesamt aus der befruchteten Eizelle; von den Kernen der letzteren stammen alle Kerne, von ihrem Cytoplasma das gesamte Cytoplasma, und, soweit die einschlägigen Untersuchungen gelangt sind, scheint das Gleiche von den Chromatophoren zu gelten. Zellbildung in lebenden Pflanzen ausserhalb der Zellen kennen wir nicht, ebensowenig wie „Urzeugung" aus anorganischen oder aus toten organischen Stoffen (siehe S. 7). Die Zellen vermehren sich durch Teilungsvorgänge, von welchen sich die folgenden, übrigens nicht scharf von einander zu trennenden Typen aufstellen lassen, nämlich 1. Zellteilung, 2. Zellen-Abschnürung, 3. Freie Zellbildung und 4. Vielzellbildung. Eine eigentümliche Zellbildung, die Vereinigung zweier verschiedener Zellen zu einer neuen Einheit, findet bei Kopulation und Befruchtung statt.

Bei vielkernigen Zellen ist die Zellbildung ziemlich unabhängig von der Kernteilung und die neuen Zellen werden ohne besondere Massnahmen mit Kernen versehen; wo aber die Zelle nur einen einzigen Kern besitzt, teilt sich dieser vorher oder doch spätestens mit der ganzen Zelle, so dass die neuen Zellen je ihren Kern erhalten. Die Zellkerne können sich auf zweierlei Art und Weise teilen. In den meisten Fällen geht die Teilung unter einem sehr verwickelten Umlagerungsprozess vor sich, der sogenannten indirekten Kernteilung, welche, wie wir annehmen können, eine möglichst genaue Zweiteilung der Kernbestandteile, namentlich des Chromatins, mit sich bringt. Viel seltener ist die wesentlich einfacher verlaufende direkte Kernteilung.

93. Die indirekte Kernteilung (Mitose[1]) oder **Karyokinese**[2]), Fig. 174) wird dadurch eingeleitet, dass das Kernfadennetz sehr deutlich wird und an Chromatingehalt zunimmt. Darin liegt bereits ein Anzeichen dafür, dass der Kern in besonders lebhafte Wirksamkeit tritt (vgl. § 86). Der Verlauf der Karyokinese wird am leichtesten verständlich durch eine Schilderung der wesentlichsten Phasen. Bei den höheren Pflanzen verläuft der Prozess in den vegetativen Teilen in folgender Weise:

---

[1]) μίτος Faden.

[2]) καρύα Nuss, Kern und κίνησις Bewegung.

1. Das Kernfadennetz wandelt sich zu einem einzigen, locker zusammengerollten, ziemlich dicken und verhältnismässig kurzen Faden um: Knäuelform (Spirem, Fig. 174, 2). Das Chromatin gruppiert sich zu einer perlschnurartigen Reihe von Körnern oder Scheiben, welche indessen untereinander durch Linin, die Grundmasse des Kernfadens, verbunden sind. Gleichzeitig erscheinen in der Umgebung des Kernes eigentümliche faserige Cytoplasmabildungen, welche bald als zwei deutliche, am Kerne sich gegenüberliegende Polkappen (Fig. 174 *p*) erscheinen.

2. Bald ordnen sich die Fasern der Polkappen zu zwei Büscheln, welche je von einem Punkte ausstrahlen, der häufig in den äusseren Hautschichten des Cytoplasma liegt (Fig. 174, 3—8). Diese äusserst feinen

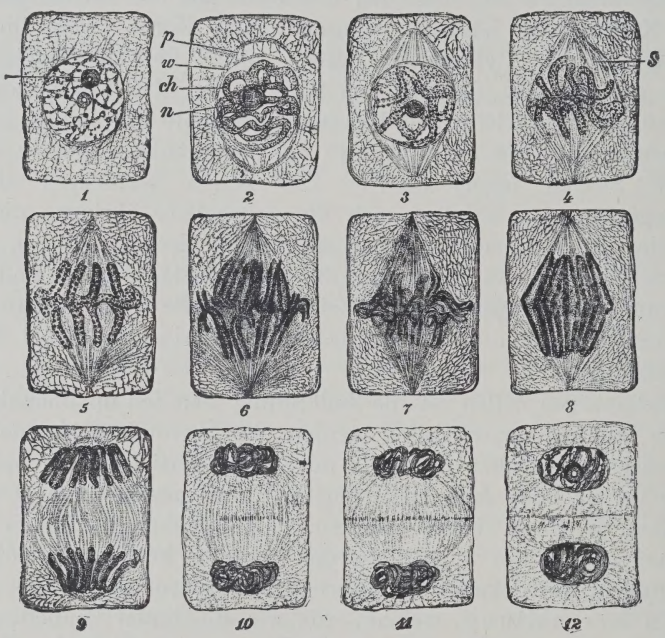
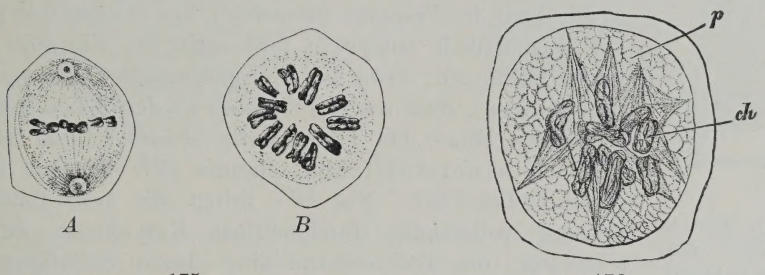


Fig. 174. Zellteilung mit indirekter Kernteilung im Vegetationspunkt einer phanerogamen Pflanze, etwas schematisiert, ca. $^{600}/_{1}$. *1—12* bezeichnen die auf einander folgenden Stadien des Prozesses; *n* Kernkörperchen; *w* Kernwand; *ch* Chromosomen; *p* Polkappen; *s* Spindelfasern. Bei *4* und *5* stehen die Chromosomen im Begriffe, sich zu einer Kernplatte zu ordnen; bei *6—8* geht die Umlagerung der Chromosomhälften vor sich (Strasburger).

Fasern werden Spindelfasern genannt, da sie dem Kernteilungsbilde die Form einer Spindel geben (Kernspindel). Die Chromatinschnur teilt sich nun quer in eine ganz bestimmte und von Art zu Art wechselnde Anzahl von Stücken, Chromosomen (Kernsegmenten), welche häufig unregelmässig schleifenförmig oder U-förmig gebogen erscheinen (Fig. 174, 4 u. 5). Die Chromosomen sammeln sich in der Mitte der Kernspindel und gruppieren sich hier strahlig in einer Schicht, welche die sogenannte Kernplatte (Äquatorialplatte) darstellt (Fig. 175; in Fig. 174, 5 tritt die

Kernplatte nicht deutlich hervor). Die strahlige Anordnung hat diesem Stadium die Bezeichnung Sternform (Aster) gegeben. In dieser Phase sind die Kernkörperchen (Nucleoli) verschwunden; sie werden vollständig aufgelöst oder ihre Reste scheinen in das Cytoplasma auszuwandern. Ebenso ist die Kernwand verschwunden, so dass die Chromosomen scheinbar frei im Cytoplasma liegen und die Spindelfasern von Pol zu Pol verlaufen (Fig. 174, 4 *s*). Nun spalten sich die Chromosomen der Länge nach; bei dieser Spaltung, welche auch etwas früher, ja mitunter schon zu Beginn der Karyokinese eintreten kann, wird, wie es scheint, jedes einzelne Chromatinkörnchen einer Zweiteilung unterworfen. Die in 1 und 2 erwähnten Vorgänge werden oft als Prophasen der Teilung bezeichnet.



175 176

Fig. 175. Stern-Stadium der Karyokinese. *A* zeigt die Chromosomen als Kernplatte in der Mitte der Spindel; *B* die Kernplatte von einem der Kernspindelpole aus gesehen; die Chromosomen haben sich gespalten (Guignard). (Die Zentralkörper bei *A* sind in Wirklichkeit nicht vorhanden oder jedenfalls nicht so gross wie hier dargestellt, vergl. S. 126). —
Fig. 176. Multipolare Spindelanlage in der Pollenmutterzelle von *Lilium Martagon*. *p* Pole; *ch* Chromosomen (Strasburger).

3. Jede Hälfte eines Chromosoms wird von den Spindelfasern oder an den Spindelfasern entlang zu dem einen Pol geführt, während die andere Hälfte zum entgegengesetzten Pol wandert (Umlagerungsstadium, Metakinesis, Fig. 174, 6—9). Die späteren Stufen dieser Umlagerung bezeichnet man oft als Sternform der Tochterkerne (Doppelstern, Diaster; Fig. 174, 9). Die Wanderung der Chromosomen-Hälften zum Pol beruht, wie wohl die meisten Forscher annehmen, auf einer Kontraktion der Spindelfasern (Zugfasern), welche sich den Chromosomen angeheftet haben. Einige Forscher nehmen hier chemische Kräfte an, und sehen in den betreffenden Spindelfasern nur den Ausdruck der Richtung dieser Kräfte („Kraftlinien"). Eine nicht geringe Zahl der Spindelfasern sind jedoch bleibende Bildungen; man bezeichnet sie häufig als Stützfasern oder einfach als Verbindungsfasern. Die hier erwähnten Vorgänge werden häufig als Metaphasen der Teilung bezeichnet.

4. Jede Gruppe von Chromosomenhälften vereinigt sich je zu einem neuen zusammenhängenden Kernfaden, von denen jeder durch ein Knäuelstadium (Knäuelform der Tochterkerne, Dispirem, Fig. 174, 10, 11) in die ursprüngliche, netzartige Anordnung übergeht; eine neue Kernwand tritt auf, die Kernkörperchen erscheinen wieder und die Teilung des Kernes ist

zu Ende geführt: es sind zwei Tochterkerne entstanden. Diese Vorgänge werden oft die Anaphasen der Teilung genannt. Zwischen den Tochterkernen sind noch eine Zeitlang Stützfasern ausgespannt, deren Beziehungen zur Bildung neuer Zellwände weiter unten besprochen werden.

Die Karyokinese geht oft recht schnell vor sich; in den Staubfadenhaaren von Tradescantia kann man den Vorgang, welcher etwa anderthalb bis zwei Stunden in Anspruch nimmt, unter dem Mikroskope verfolgen.

Fig. 177. Mitose in einer Zelle eines Staubfadenhaares von *Tradescantia*, trotz Sauerstoffmangels vollständig durchgeführt (Demoor).

Die feineren Einzelheiten bei der Karyokinese lassen sich zwar nur an besonders fixierten und gefärbten Präparaten studieren; die Beobachtung des lebenden Kernes hat indessen gezeigt, dass das karyokinetische Kernteilungsbild, welches wir im Präparat betrachten, im grossen und ganzen der Wirklichkeit entspricht und nicht das Resultat künstlicher Fällungen, etwa im Protoplasma, ist. Demoor hat nachgewiesen, dass die Karyokinese in den Zellen der oben erwähnten Haare bei Tradescantia ebenso schnell im vollkommen sauerstofffreien Raume sich abspielt wie in gewöhnlicher Luft. Fig. 177 bringt die trotz Sauerstoffmangels vollständig durchgeführte Karyokinese zur Anschauung; die Tochterkerne sind durch Stützfasern verbunden. Bei Sauerstoffmangel sind dagegen in derselben Zelle die Bewegungen des Cytoplasma ebenso wie die Neubildung von Zellwänden unmöglich geworden. Der Kern besitzt also, was seine karyokinetischen Bewegungen angeht, eine nicht geringe Selbständigkeit gegenüber dem Cytoplasma.

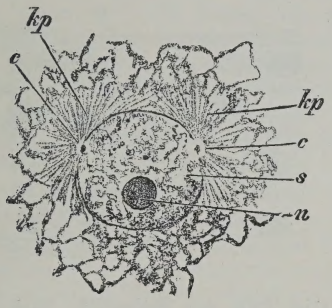
Bei der Karyokinese in den Geschlechtsorganen der höheren Pflanzen bildet sich die Kernspindel oft in etwas abweichender Weise; hier beginnt der Vorgang nämlich damit, dass mehrere von verschiedenen Punkten ausstrahlende Faserbündel angelegt werden (Fig. 176). Schliesslich kommt indessen doch noch eine Spindel zustande; die meisten Strahlpunkte werden eingezogen und nur zwei übrigbleibende bilden die Pole. Auch das Verhalten der Chromosomen zeigt Abweichungen; bei den Zellteilungen, welche zur Bildung der Geschlechtszellen führen, treten nämlich nur halb so viele Chromosomen auf, als normalerweise in den vegetativen Zellen (vergl. § 96).

Bei den niederen Pflanzen, deren Kerne von Centrosomen begleitet werden, unterliegt das Centrosom, ebenso wie in den tierischen Zellen, zu Beginn der Karyokinese einer Zweiteilung, und die beiden Teile stellen sich polar am Kern einander gegenüber. Aus dem strahligen Cytoplasma (Kinoplasma) der Umgebung der Centrosomen entwickeln sich die Spindelfasern (Fig. 178, 179). Im übrigen verläuft die Karyokinese ganz wie sie für die höheren Pflanzen geschildert wurde, nur dass nicht immer Stützfasern gebildet werden.

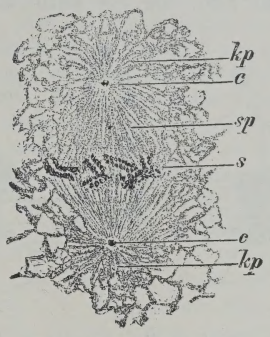
Bei der Karyokinese ist die Erscheinung besonders auffallend, dass das Chromatin, Korn für Korn, gespalten und gleichmässig

zwischen den beiden neuen Kernen, den Tochterkernen, verteilt wird.

94. Die direkte Kernteilung (amitotische Teilung) kommt seltener vor. Der Kern schnürt sich in der Mitte ein und teilt sich in zwei neue, oder der Mutterkern wird erst unregelmässig gelappt und es schnüren sich mehrere Tochterkerne ab. Vielleicht haben wir hier die ursprüngliche



178



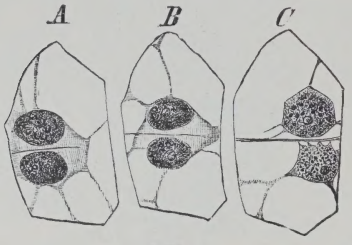
179

Fig. 178. Zellkern von *Fucus* zu Beginn der Karyokinese. *s* Chromatin; *n* Nucleolus; *kp* strahliges Protoplasma um die Zentralkörper *c*, welche eben nach diametral entgegengesetzten Stellen am Kerne wandern. (Strasburger.) — Fig. 179. Karyokinese eines Zellkernes von *Fucus*. *s* die gespaltenen Chromosomen als Kernplatte; *sp* Spindelfasern. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 166. (Strasburger.)

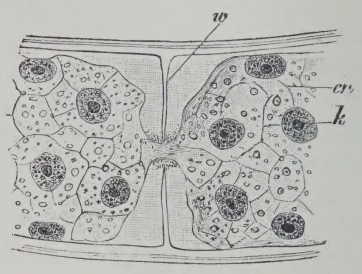
Teilungsart vor uns; jedenfalls kommt sie bei niederen Pflanzen häufiger vor als bei den höheren, wo sie im wesentlichen nur in Zellen von untergeordneter Bedeutung, z. B. in älteren Zellen des Sprosses von Tradescantia, auftritt, ohne dass auf die Kernteilung auch Wandbildung erfolgt. Bei einigen niederen Pflanzen hat man gewisse Übergangsformen zwischen Mitose und amitotischer Teilung nachweisen können; diese ganze Frage ist jedoch nicht endgültig gelöst.

95. Zellteilung. Auf die Kernteilung pflegt in einkernigen Zellen fast immer Zellteilung zu erfolgen. Die Zahl der zwischen den noch nicht vollkommen ausgebildeten Tochterkernen ausgespannten Stützfasern wird vermehrt; es kommt eine tonnenförmige Figur zustande, welche sich nicht selten, besonders in sehr cytoplasmareichen Zellen, gänzlich von dem Zusammenhang mit den Kernen freimacht. Mitten in der Äquatorialebene dieser Tonnenfigur erscheinen nun in den Fasern kleine Körner, welche sich zu einer dünnen, plattenförmigen Lage, der Zellplatte (Fig. 174, 10—12) vereinigen. In cytoplasmareichen oder in nicht sehr breiten Zellen kann die Zellplatte von Anfang an die ganze Breite der Zelle einnehmen, wie in Fig. 174, und es wird dann in der Zellplatte quer durch den ursprünglichen Zellraum auf einmal (simultan) eine neue Wand angelegt, welche allseitig an die Seitenwände anschliesst und nachträglich im Verlaufe des Wachstums der beiden neuen Tochterzellen, durch Dicken- und Flächenwachstum weiter ausgebildet wird.

Ist die Zelle dagegen plasmaarm oder ziemlich breit, so kann die Tonnenfigur der Stützfasern nicht die ganze Breite der Zelle überspannen; die Zellwand wird hier nach und nach (succedan) angelegt. Eine Partie, welche sich an eine Seitenwand anlehnt, entsteht zuerst (Fig. 180 *A*), darauf folgen dann nach und nach neue Teile im Anschluss an den zuerst angelegten, während das ganze Kernsystem nach der anderen Seitenwand zu rückt *(B)*, bis die Zelle in zwei Räume geteilt ist *(C)*.



180



181

Fig. 180. Drei Stadien succedaner Zellteilung in einer Zelle von *Epipactis*. Nach lebendem Material gezeichnet. (Treub.) — Fig. 181. Ein Stück einer Cladophorazelle in Teilung. *w* die in Entstehung begriffene neue Wand; *k* Kerne; *ch* Chromatophoren. (Strasburger.)

Bei den Thallophyten wird die neue Querwand nicht in einem System von Stützfasern angelegt, sondern sie entsteht im Protoplasma, und zwar entweder simultan in einer schon vorher gebildeten Cytoplasmalage oder häufiger nach und nach vom ganzen Umkreis der Zellwand aus nach der Mitte des Zellraumes zu (Fig. 181). Bei mehrkernigen Zellen lässt sich ein merkbarer Zusammenhang der Wandbildung mit der Kernteilung nicht nachweisen (Fig. 181); bei Zellen mit einem Kerne dagegen, wie z. B. bei Spirogyra, tritt gleichzeitig mit der Karyokinese des im Zentrum der Zelle aufgehängten Kernes die Bildung der neuen Wand ein.

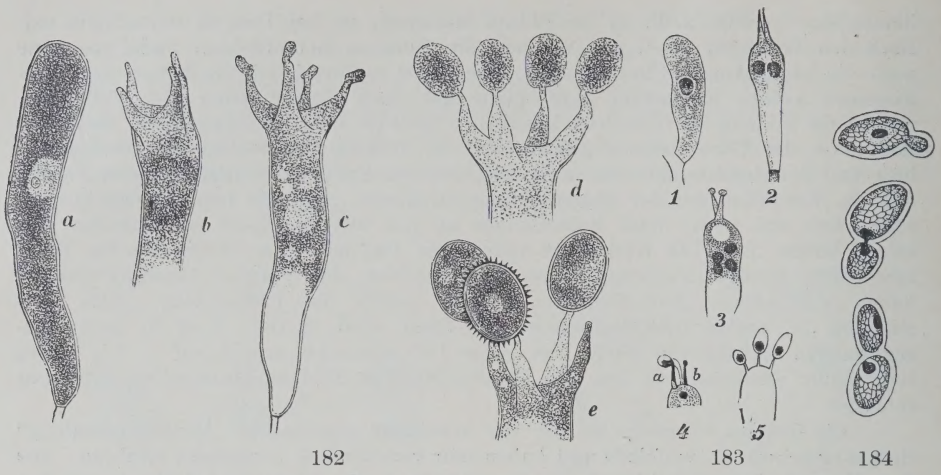
96. Tetradenbildung und Reduktionsteilung. Eine besondere Art der Zellteilung stellt die in Staubblättern und in den Sporophyllen der höheren Kryptogamen vorkommende, rasch verlaufende Vierteilung dar. Erst teilt sich der Kern der Mutterzelle in zwei, und bei einigen Pflanzen, namentlich in Monokotylen, bildet sich zwischen diesen beiden neuen Kernen eine Wand; sofort aber teilt sich jede der beiden Tochterzellen von neuem in einer Ebene, welche meist senkrecht auf der Teilungsebene der ersten Teilung steht. Das Resultat des ganzen Vorgangs sind dann vier Sporen oder Pollenkörner. Bei den meisten Dikotylen wird nach der ersten Kernteilung die Wand nur durch Bildung einer gleich wieder verschwindenden Zellplatte angedeutet und die beiden Kernhälften teilen sich sofort wieder. Die dadurch entstehenden vier Kerne mit zugehörigen Cytoplasmakörpern (Tetraden) werden nun mit eigenen Wänden versehen oder bleiben nackt. Zellen, welche dieser Tetradenteilung ihre Entstehung verdanken, treten häufig als Pollenkörner, Sporen u. dergl. von der Mutterpflanze losgelöst auf. Ihre Form ist kugelrund oder sie nähern sich mehr der „kugeltetraëdrischen" Form, wie z. B. die Sporen von Lycopodium. Das Verhalten des Kernes bei der Tetradenteilung findet Analogien bei der Entwickelung der Eizelle und entspricht ebenfalls in sehr auffallender Weise den Vorgängen bei der Bildung der Spermatozoen und Eier im Tierreiche.

Bei den indirekten Kernteilungen treten, wie schon auf S. 132 erwähnt, stets eine bestimmte Anzahl Chromosomen auf. In den vegetativen Zellen ist diese Zahl

immer eine gerade, z. B. 24 bei Lilium Martagon, 20 bei Drosera rotundifolia usf. Nach den Teilungen aber, aus welchen die Tetraden hervorgehen, findet man nur noch die halbe Anzahl Chromosomen. Eine ganz entsprechende Reduktion der Chromosomen-Anzahl beobachtet man überhaupt nach irgend einer der Teilungen, welche die Bildung der Geschlechtszellen einleiten oder ihr vorangehen. So ist die Reduktion der Chromosomen-Anzahl mit der Bildung der Pollenzellen verbunden; hier sind die Geschlechtszellen nach zwei weiteren Teilungen fertig. Bei den Farnen fällt die Reduktion mit der Sporenbildung zusammen, während hier die Geschlechtszellen sich erst nach vielen Zellteilungen in dem aus der Spore entstehenden Vorkeime bilden usf. Die Kerne mit reduzierter Chromosomen-Anzahl werden Halbkerne oder häufiger Vorkerne (Pronuclei) genannt; die typischen Geschlechtszellen haben also immer nur Vorkerne. Wenn später die Befruchtung durch Vereinigung je zweier Geschlechtszellen vollzogen wird (§ 100), tritt in dem neugegründeten Individuum wieder die ganze Chromosomen-Anzahl auf — bis dieses Individuum seinerseits zu den die Geschlechtszellen-Bildung einleitenden Prozessen schreitet.

Die feineren Vorgänge bei der hier erwähnten sogenannten „Reduktionsteilung" sind sehr schwer zu verfolgen und haben sehr verschiedene Deutungen erfahren. Aus dem Meinungskampf der beteiligten Forscher lässt sich folgendes jedoch als von fast allen Seiten eingeräumt hervorheben. Die Chromosomen sind selbständige Gebilde, welche sich durch Teilung vermehren können, und die Chromosomen der beiden elterlichen Vorkerne, welche sich bei der zur Erzeugung des neuen Individuum führenden Befruchtung vereinigten, bewahren fortan ihre Selbständigkeit nebeneinander, wenn sie auch miteinander gemengt sind. Bei den normalen vegetativen Kernteilungen spalten sich nun, wie in § 93 gezeigt, alle Chromosomen in zwei Hälften, und von diesen wird je eine den beiden Tochterkernen zugeteilt. Bei der Reduktionsteilung aber sondern sich die vom väterlichen Vorkerne stammenden Chromosomen von denjenigen, welche vom mütterlichen Vorkerne stammen. Die Spaltung dieser gesonderten beiden Chromosomen-Gruppen muss also zur Bildung von vier Kernen führen, welche aber nur Chromosomen-Gruppen in halber Anzahl besitzen. Vier Vorkerne werden gebildet. Eine ganz glatte Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen geschieht nun aber augenscheinlich nicht. In den frühesten Stadien der Prophase dieses doppelten Kernteilungsvorganges spielen sich nämlich noch nicht genauer charakterisierte Umlagerungsvorgänge mit den Chromosomen und in diesen selbst ab und rechtfertigen die Annahme, dass die einzelnen, einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen Chromatinkörner auswechseln können. Durch den ganzen Vorgang können offenbar neue Kombinationen der Chromosomen-Bestandteile erreicht werden, über deren Bedeutung wir aus eingehenderen Untersuchungen wertvolle Aufschlüsse erwarten dürfen (Strasburger, Lotzy, De Vries, Cannon u. a.).

97. Zellabschnürung ist eine Art der Zellbildung, bei welcher an der Mutterzelle eine oder mehrere Ausbuchtungen auftreten, die nur durch eine enge Öffnung noch mit jener in Verbindung stehen; nach und nach vergrössern sie sich durch Aufnahme von Protoplasma aus der Mutterzelle. Später bildet sich eine Wand zwischen Mutter- und Tochterzelle, und durch Spaltung dieser Wand werden endlich die beiden Zellen von einander getrennt. Auf diese Weise entstehen Sporen und Konidien bei vielen Pilzen, und auf dieselbe Art und Weise geschieht die Zellbildung bei den Hefen (Fig. 184). Bei diesen letzteren erfolgt eine Zweiteilung des Kernes der Mutterzelle, und diese sowie die Tochterzelle erhalten je einen der beiden Kerne; beide Zellen können darauf die Zellbildung fortsetzen. Nicht selten bleiben die Tochterzellen noch lange Zeit im äusseren Zusammenhang mit der Mutterzelle und bilden auf diese Weise verzweigte Zellkolonien (Fig. 7,



182 183 184

Fig. 182. Sporenbildung bei *Corticium* ($^{390}/_{1}$). *a* eine beinahe ausgewachsene Basidie; ein Zellkern ist sichtbar; *b* vier Sterigmen wachsen aus der Spitze der Basidie hervor; *c*, *d* die Sterigmen schwellen an der Spitze an; *e* zwischen den Sporen und den Basidien bildet sich eine Querwand; eine Spore ist bereits abgefallen, eine andere ist reif. (de Bary.) — Fig. 183. Entwickelung der Basidiosporen bei *Tricholoma*. *1—2* der Kern der Mutterzelle teilt sich; *3* eine weitere Teilung zu Ende geführt; *4 a* und *b* die Kerne sind im Begriff, in die jungen Sporenanlagen auszuwandern; *5* die Auswanderung ist vollzogen. (Rosenvinge.) — Fig. 184. Zellenabschnürung bei der Hefe; drei verschiedene Stadien. (Janssens.)

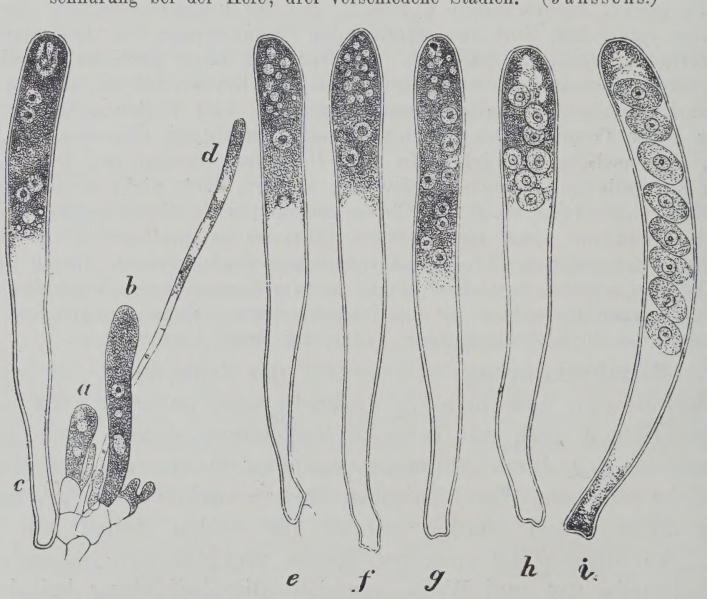


Fig. 185. Sporenbildung bei *Peziza*. *a*, *b*, *c* Sporenschläuche (Asci) auf verschiedenen Entwicklungsstufen; *d* eine Paraphyse; *e* im unteren Teile des Schlauches findet sich nur eine dünne Lage Wandplasma, sonst eine wasserhelle Glykogenmasse (vergl. § 108); ein Zellkern ist sichtbar; *f* der Zellkern hat sich in zwei geteilt; *g* durch Teilung sind acht Kerne entstanden; *h* jeder Kern ist von einer scharf begrenzten Cytoplasmamasse umgeben, welche nachträglich auf Kosten des Inhaltes der Mutterzelle wächst; *i* um jede der freien Zellen hat sich eine Membran gebildet; von dem ursprünglichen Inhalt der Mutterzelle sind noch einige Reste zurückgeblieben. (de Bary.)

S. 6). Bei den Basidiomyceten entstehen zumeist 4 Sporen am Ende einer keulenförmigen „Basidie“ (Fig. 182); der Kern der Mutterzelle teilt sich in vier, welche in die 4 Sporen auswandern (Fig. 183). Die Basidie selbst wird dadurch kernlos und geht zu Grunde, nachdem sie noch ihre letzte Funktion, die Abschleuderung der Sporen, vollbracht hat.

98. Freie Zellbildung. Bei der gewöhnlichen Zellteilung geht das ganze Protoplasma der Mutterzelle in die beiden Tochterzellen über, und die neue Wand bildet sich in engem Anschluss an die älteren Wände. Bei der freien Zellbildung dagegen entstehen die Tochterzellen als freie Zellindividuen im Innern der Mutterzelle, ohne dass der ganze Inhalt dieser letzteren sofort unter sie verteilt würde. Der Kern der Mutterzelle teilt sich wie gewöhnlich, aber ohne dass Wandbildung eintritt; die Tochterkerne dagegen teilen sich sehr bald wieder. Aus solchen rasch aufeinander folgenden Kernteilungen geht eine gewisse Anzahl von Kernen hervor; um jeden Kern sammelt sich zunächst eine Cytoplasmamasse, welche sich endlich mit einer Zellwand umgibt.

Diese Art und Weise der Zellbildung tritt nur an wenigen Stellen des Pflanzenreichs als Typus auf, so z. B. in den Sporenschläuchen der Ascomyceten, wo meist 8 Sporen gebildet werden.

99. Vielzellbildung. Dieser Prozess gleicht der freien Zellbildung insofern, als in der Mutterzelle eine Reihe von Kernteilungen vor sich gehen,

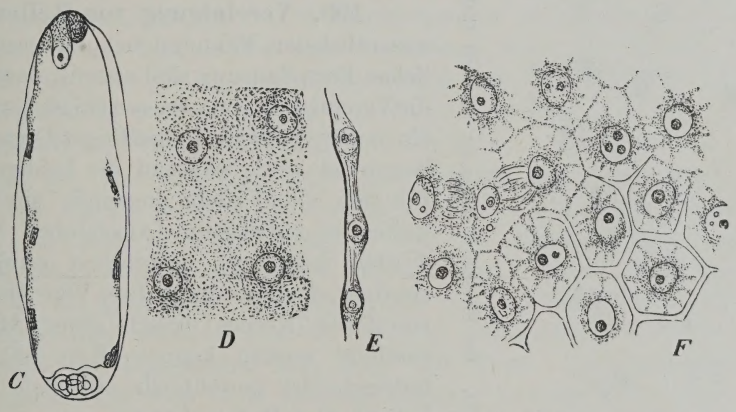


Fig. 186. Vielzellbildung im Embryosack von *Myosurus*. *C* der Embryosack, in welchem die Kernteilungen im Wandplasma vor sich gehen. Das Wandplasma hat sich beim Herstellen des Präparates etwas von der Zellwand abgelöst. Die Zellgruppen oben und unten haben mit der Bildung des Sameneiweisses nichts zu tun. *D* ein Teil des Wandplasmas aus dem Embryosack mit 4 einstweilen ruhenden Kernen. *E* Längsschnitt durch das Wandplasma. *F* die Wandbildung ist im Gange; am weitesten fortgeschritten ist sie rechts unten. (Strasburger.)

ohne dass diese von Wandbildung begleitet werden oder doch bevor bleibende Wände angelegt werden. Ein besonders klares Beispiel hierfür finden wir bei der Bildung des Sameneiweisses der Blütenpflanzen. Im Embryosack (§ 313), einer grossen Zelle von langer Wachstumsdauer, wird mit der

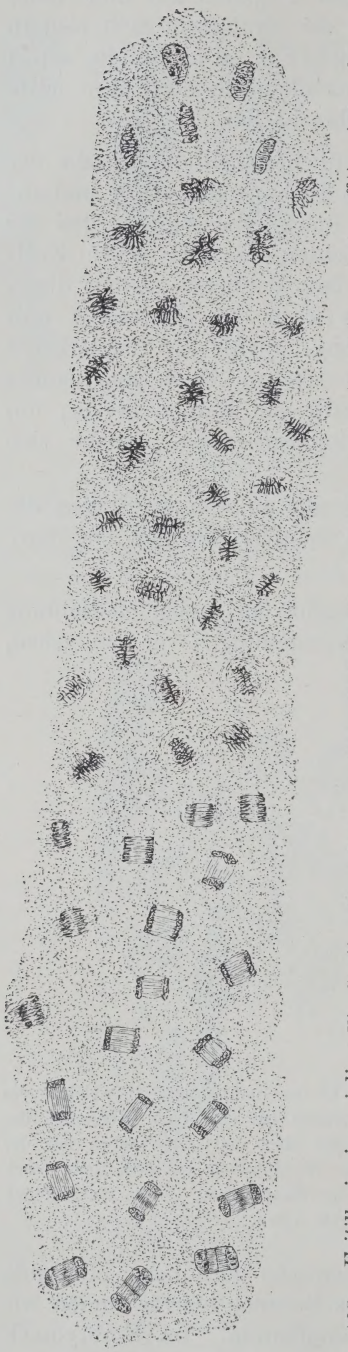


Fig. 187. *Fritillaria imperialis*. Ein Streifen Wandplasma aus dem Embryosack mit Zellkernen in allen Teilungsstadien ($^{200}/_{1}$). (Strasburger.)

Teilung des Zentralkerns eine lebhafte Kernteilung eingeleitet; die Tochterkerne teilen sich wieder rasch hintereinander und stellen sich im Wandplasma in ziemlich regelmässige Abstände voneinander. Die Teilungen dauern fort, bis der Embryosack eine relativ bedeutende Grösse erreicht hat (Fig. 186). Auf einer bestimmten Entwickelungsstufe entstehen nun gleichzeitig Stützfasern und Zellplatten erst zwischen vielen und zuletzt zwischen allen benachbarten Kernen; dann treten Wände auf, so dass ein zusammenhängendes Gewebe, also nicht isolierte Zellen wie bei der freien Zellbildung, zustande kommt (Fig. 186 *F*). Dieses Sameneiweissgewebe wächst unter fortgesetzten typischen Kernteilungen weiter und kann schliesslich den Embryosack ganz ausfüllen. Die zahlreichen Karyokinesen im Wandplasma des Embryosackes lassen im mikroskopischen Präparate oft fast alle Teilungsstadien gleichzeitig erscheinen (Fig. 187).

100. Vereinigung von Zellen. Die wesentlichsten Faktoren bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sind erstens, dass durch die Vereinigung von zwei verschiedenen Zellen ein neuer, entwickelungsfähiger Organismus begründet wird, während die beiden Zellen für sich allein nicht imstande sind, sich weiter zu entwickeln (Ausnahmen hiervon werden später zu besprechen sein), und zweitens, dass nur durch diese Verschmelzung von Zellen (Kernen) verschiedene „Anlagen“ vereinigt werden können (Kap. 58). Man unterscheidet gewöhnlich zwischen Kopulation und Befruchtung.

Bei der typischen Kopulation bestehen zwischen den beiden kopulierenden Zellen von Anfang an keine oder nur sehr geringe wahrnehmbare Unterschiede, bei der Befruchtung dagegen kann man immer zwischen einer männlichen und einer weiblichen Zelle unterscheiden, welche in Gestalt, Grösse und Eigenart voneinander abweichen. Die verschiedenen Formen

von Kopulation und Befruchtung sowie die gleichmässigen Übergänge zwischen den äusseren Erscheinungen der beiden Fortpflanzungstypen werden gelegentlich der Fortpflanzung des genaueren behandelt (Kap. 44 u. f.). An dieser Stelle soll nur besonderes Gewicht auf die Verschmelzung der beiden Zellen gelegt werden, welche in allen wesentlichen Punkten stets in gleicher Weise vor sich zu gehen scheint. Als Beispiel einer Kopulation mag die Zellvereinigung bei der Grünalge Chlamydomonas angeführt werden (Fig. 188). Die beiden kopulierenden Zellen *A* und *B* sind nur wenig verschieden. In beiden Zellen erscheint deutlich der Kern als ein runder Körper, der seinerseits ein Kernkörperchen enthält. Sobald die beiden Zellen mit den vorderen Enden, an welchen ihre beiden Cilien sitzen, miteinander in Berührung kommen, wird an dieser Stelle bei beiden die Zellwand aufgelöst, und der Inhalt der einen Zelle tritt in die andere Zelle über *(C—D)*. Beide Cytoplasmakörper verschmelzen miteinander und die beiden Kerne vereinigen sich zu einem einzigen *(E)*. Der Kopulationsakt ist damit vollzogen, und nach einer Pause beginnt der neue Organismus seine für die Art typische Entwickelung. Im vorliegenden Falle können wir die Zelle *A* als die männliche bezeichnen, weil sie kleiner ist als die weibliche Zelle *B*, vor allem aber deshalb, weil sie in die letztere eintritt.

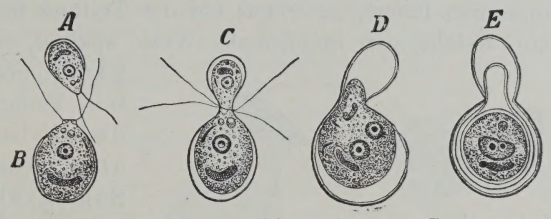


Fig. 188. Kopulation bei *Chlamydomonas Braunii*. *A* und *B* die kopulierenden, an Grösse verschiedenen Zellen; *C—E* verschiedene Stadien der Kopulation. Bei *E* sieht man, wie zweimal während der Kopulation Wandbildung stattgefunden hat. (Goroschankin.)

Bei der Befruchtung bestehen zwischen den zusammentretenden Zellen weit stärker ausgeprägte Unterschiede; die männliche, die Samenzelle, tritt hier in ihrer Kleinheit und oft grossen Beweglichkeit in scharfen Gegensatz zur weiblichen, der Eizelle, welche meist wesentlich grösser als die männliche Zelle, kugelrund und unbeweglich ist. Auch bei der Befruchtung verschmelzen die beiden Geschlechtszellen miteinander, Cytoplasma mit Cytoplasma und Kern mit Kern. Bei einer Reihe von Phanerogamen hat man diese Vorgänge genauer verfolgt. Eine vom Pollenschlauch kommende Samenzelle legt sich dicht an die im Embryosack der Samenanlage liegende Eizelle an. Die Cytoplasmamassen verschmelzen miteinander, falls überhaupt Cytoplasma so weit den Samenkern begleitet. Die Kerne, welche augenscheinlich die Hauptrolle spielen, kommen darauf in gegenseitige Berührung (Fig. 189); der Kern der Samenzelle, welcher ursprünglich bedeutend kleiner und gleichzeitig von dichterer Beschaffenheit war als der Kern der Eizelle, ist in der Zwischenzeit zu ungefähr gleichem Aussehen und Umfang wie dieser letztere herangewachsen. Auch ein anderer eigenartiger Unterschied zwischen beiden Zellen geht schliesslich vollkommen verloren, dass nämlich bei Behandlung der Präparate mit Anilinfarben der

Kern der Samenzelle cyanophil ist, d. h. vorzugsweise blaue Farbstoffe speichert, während die Eizelle erythrophil ist, d. h. rote Farbstoffe bevorzugt. In dem Augenblick der Verschmelzung selbst scheinen beide Kerne ganz gleichgestellt zu sein. Die Vereinigung geschieht, indem der Doppelkern in Karyokinese eintritt (Fig. 189 *C*). Wir haben früher gesehen (vergl. S. 134 und 136), dass bei der Karyokinese der Geschlechtszellen die Chromosomen nur in halb so grosser Anzahl auftreten als für die Karyokinese in den vegetativen Zellen typisch ist. In der hier als Beispiel gewählten Pflanze ist die Chromosomenzahl in der Karyokinese der vegetativen Zelle 24, in den Geschlechtskernen also nur 12. Wenn nun jeder von diesen letzteren 12 Chromosomen liefert, so treten bei der Teilung der Doppelkerne im Ganzen 24 auf, welche sich in normaler Weise spalten, so dass jeder der Tochterkerne 24 Chromosomenhälften erhält und daraus sein Fadennetz aufbauen kann. Jeder der beiden Tochterkerne enthält also gleichviel vom Chromatin des Samenzellenkernes und des Eizellenkernes. Diese Teilung, durch welche die Verschmelzung der beiden Kerne erst vollkommen durchgeführt wird, ist die erste Teilung in dem durch die Befruchtung entstandenen jungen Pflanzenembryo; eine lange Reihe von Teilungen mit den zugehörigen Wandbildungen bauen diesen weiter zu einem vielzelligen Keim aus. Bei jeder Karyokinese tritt sodann die für die vegetativen Teile der Art typische Anzahl von Chromosomen auf, bis die neue Pflanze selbst Geschlechtszellen bildet. Wir haben in § 96 gesehen, dass die vom Samenkern und vom Eikern stammenden Chromosomen bis dahin ihre Selbständigkeit bewahren.

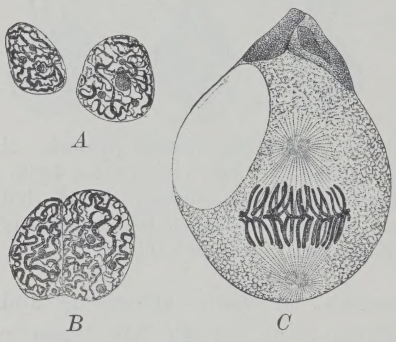


Fig. 189. Vereinigung und gemeinsame Teilung der Kerne der Samenzelle und der Eizelle bei dem Befruchtungsprozess von *Lilium Martagon*. *A* die Zellkerne nähern sich einander, der Kern der Samenzelle ist der kleinere von beiden; *B* die Kerne sind in gegenseitige Berührung gekommen; *C* das Umlagerungsstadium in der Karyokinese des Doppelkerns.
(Nach Guignard, modifiziert.)

Gemeinsame Karyokinese der beiden vereinigten Kerne findet sich mit gewissen Modifikationen bei jeder geschlechtlichen Fortpflanzung wieder; doch kann der Doppelkern oft längere Zeit ruhig liegen, bevor die Teilungen eintreten.

Bei der Befruchtung mehrkerniger Eizellen vereinigt sich entweder nur ein einziger der Kerne mit einem Samenzellenkern, während die anderen Kerne verschwinden (Vaucheria, Peronospora), oder die Befruchtung geschieht in der Art, dass ebenso viele einkernige Samenzellen herbeigezogen werden, als die Eizelle Kerne enthält (Cystopus Bliti).

Bei der Verschmelzung der Zellen vereinigen sich, wie es scheint, die Chromatophoren der beiden Zellen nicht. Die Chromatophoren im neuen Organismus stammen, nach den bisher vorliegenden Angaben, allein von

denen der weiblichen Zelle ab; diejenigen der männlichen Zellen, soweit hier überhaupt welche vorhanden sind, gehen zu Grunde. Die Zentralkörper dagegen verhalten sich, soweit sie vorkommen, gerade umgekehrt: hier ist es gerade der Zentralkörper der männlichen Zelle, welcher erhalten bleibt und sich weiter teilt. Die geschlechtliche Vereinigung der Zellen wird also wesentlich durch die Vereinigung der Kerne charakterisiert.

Eine weit verbreitete Auffassung geht dahin, dass die Kerne allein die Träger der erblichen Eigenschaften seien (Strasburger, de Vries, Weismann u. a.) und damit bei der Befruchtung eine entscheidende Rolle spielten. Für diese Anschauung sprechen die komplizierten Einrichtungen, durch welche bei der Karyokinese eine gleichmässige Zweiteilung, jedenfalls des Chromatins im Kern gewährleistet wird; man hat darin ein Anzeichen erblicken wollen, dass dem einzelnen Chromatinkorn besondere Eigenschaften zukommen, welche bei der Teilung auf beide Tochterkerne überführt werden. Die Erscheinungen bei den Reduktionsteilungen einerseits und die im Kap. 58 zu besprechenden Eigenschaften der Bastarde anderseits sind wichtige Stützen dieser Auffassung. Doch darf man nicht ausser acht lassen, dass das Verhalten des Chromatins uns durch dessen Färbbarkeit eben besonders gut bekannt ist; die Vorgänge in den übrigen Kernbestandteilen und im Cytoplasma lassen sich nicht in derselben Weise verfolgen und sind vielleicht komplizierter als man bisher annahm. Ferner ist das Cytoplasma in der weiblichen Zelle oft in grösserer Menge und reich an Nährstoffen, welche dem Embryo zugute kommen, aufgespeichert, in der männlichen Zelle dagegen von Anbeginn an nur in sehr geringer Menge (Spermatozoiden) vorhanden, oder es gelangt nur zu einem ganz kleinen Teil mit dem Kern in die Eizelle (Befruchtung bei den Phanerogamen). Diese geringe Menge von Cytoplasma wird wohl hier bloss eine untergeordnete Rolle spielen. Immerhin wird ja doch etwas Cytoplasma mit in die weibliche Zelle übergeführt, so dass ein entscheidender Beweis für die oben angeführte Auffassung nicht gegeben ist. Vergl. im übrigen den Abschnitt über die Fortpflanzung.

Kernvereinigung rein vegetativer Natur ist (von Nemeč) in Zellen beobachtet worden, welche durch künstliche Eingriffe, z. B. durch Gifte, mehrkernig gemacht waren. Diese Vereinigungsprozesse haben Ähnlichkeit mit Stadien der direkten Kernteilung.

Die Untersuchungen über die Teilungen des Zellkernes und die Vorgänge bei der Befruchtung verdanken wir insbesondere den beiden letzten Dezennien (Strasburger, Flemming, Van Beneden, Guignard u. a. m.).

Kap. 19. Die wichtigsten chemischen Bestandteile der Pflanzenzelle.

101. Das Pflanzenreich hat eine ausserordentlich grosse Anzahl chemisch verschiedener Stoffe aufzuweisen. Hier können wir nur die häufiger vorkommenden oder die im Pflanzenleben besonders wichtigen besprechen. Jeder Pflanzenteil enthält Wasser. Wird das Wasser durch vollständiges Austrocknen entfernt, so bleibt als Rückstand die Trockensubstanz der Pflanze zurück. In der Trockensubstanz kann man wiederum unterscheiden zwischen 1. organischen, brennbaren Stoffen, den eigentlichen Pflanzenstoffen, und 2. anorganischen Stoffen, deren Hauptmenge beim Verbrennen des Pflanzenteiles als Asche zurückbleibt und unter dem Namen Aschenbestandteile zusammengefasst wird. Die Aschenbestandteile der lebenden Pflanzen stehen jedoch oft in loserer oder festerer Verbindung mit organischen Körpern.

102. Wasser ist vor allem in jungen wachsenden Pflanzenteilen reichlich vorhanden, während dieselben gleichzeitig oft nur einige wenige Prozente Trockensubstanz enthalten. Ausgewachsene Pflanzenteile sind nicht ganz so wasserreich, wenn auch ihr Wassergehalt sehr bedeutend sein kann. Laubblätter haben von 50—80 % Wasser, Holz von 30—60 %. Lufttrockene Pflanzenteile, wie Samen und Sklerotien, enthalten 5—20 % Wasser. Sehr wasserreich sind die meisten Schwämme; der echte Champignon beispielsweise enthält ungefähr 92 %; saftige Gemüsepflanzen (Spargel, Salat) haben ungefähr die gleiche Wassermenge, reiche Melonen sogar ca. 95 %.

Der Wassergehalt der Pflanzenteile wechselt bis zu einem gewissen Masse mit dem Feuchtigkeitsgrade des Bodens und der Luft; bei genaueren Untersuchungen über das Gewicht von Pflanzenteilen muss daher die Trockensubstanzmenge jeweils bestimmt werden.

103. Die Trockensubstanz der Pflanze. Die Trockensubstanz kann je nach Art und Alter der Pflanze sehr verschiedene organische Körper in wechselnden Mengen enthalten. Trotz dieser Verschiedenheiten zeigen sich doch wesentliche Übereinstimmungen. Das ergibt sich schon aus der Tatsache, dass nur eine verhältnismässig geringe Zahl von Elementen, und zwar 10, wenigstens für die höheren Pflanzen durchaus notwendig sind. Sie sind: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen. Vielleicht müssen für einige Pflanzen zu diesen noch Natrium, Chlor, Jod u. a. treten; doch ist das nicht sicher erwiesen, und es handelt sich auf alle Fälle nur um geringe Mengen.

104. Die Pflanzenasche enthält Kali, Kalk, Magnesia, Eisenoxyd, Schwefel- und Phosphorsäure; diese sechs Körper fehlen als Verbindungen notwendiger Elemente nie. Ferner findet man so gut wie immer Kieselsäure, Natron und Chloride. Andere Elemente, wie Jod, Mangan, Aluminium und Zink kommen in wechselnden Mengen als mehr zufällige Aschenbestandteile vor. Die von verschiedenen Pflanzen und Pflanzenteilen bei der Verbrennung hinterlassene Asche schwankt nach Menge und Zusammensetzung in weiten Grenzen.

Phosphorsäure und Kali treten sehr reichlich auf und machen sogar zusammen oft die Hauptmasse der Asche von Samen, Zwiebeln, fleischigen Wurzeln und anderen an Vorratstoffen reichen Pflanzenteilen aus. Das gleiche gilt für junge, wachsende Pflanzenteile. Dagegen enthalten Pflanzenteile, welche ihre Rolle im Leben der Pflanze ausgespielt haben, wie Strohhalme, abfallende Blätter, ältere Rindenteile u. dergl. viel mehr Kalk und Kieselsäure. Übrigens beeinflussen die Bodenverhältnisse in hohem Masse die Zusammensetzung der Pflanzenasche.

105. Die eigentlichen Pflanzenstoffe, die verbrennbaren, organischen Bestandteile der Pflanze, lassen sich in zwei Hauptgruppen, der stickstofffreien und der stickstoffhaltigen Stoffe einteilen, welche meist getrennt voneinander betrachtet werden, wiewohl sich eine scharfe Trennung beider physiologisch nicht durchführen lässt.

1. Stickstofffrei sind: Kohlehydrate, Fette, Pflanzensäuren, Harze, Gerbstoffe usw. Alle diese Körper bestehen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, einzelne nur aus Kohlenstoff und Wasserstoff.

2. Stickstoffhaltig sind: Eiweisskörper, Amide, Fermente, Chlorophyll (siehe S. 128), Alkaloide u. a. m. Bei diesen Körpern tritt zu den genannten Elementen Stickstoff hinzu; mehrere (Eiweisse u. a.) enthalten ausserdem Schwefel, einige auch Phosphor.

Die Pflanzenstoffe können sich in der Zelle entweder gelöst oder ungelöst ausgeschieden finden, im letzteren Falle auch als charakteristisch geformte Bildungen mit besonderem innerem Bau auftreten. Während die Zellwand in Kap. 20 näher besprochen wird, kommt es uns hier hauptsächlich auf das Vorkommen der Stoffe im Protoplasma und im Zellsafte an. Bevor wir näher darauf eingehen, sollen uns die beiden folgenden Paragraphen über Kohlehydrate und Eiweisskörper orientieren.

106. Kohlehydrate. Unter dieser Bezeichnung fasst man eine grosse Gruppe stickstofffreier organischer Verbindungen zusammen, welche bestimmte Eigenschaften gemeinsam haben und im Leben der Pflanzen und Tiere eine äusserst wichtige Rolle spielen. Der Name deutet auf ihre Zusammensetzung hin; die meisten Kohlehydrate enthalten neben Kohlenstoff Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Mengenverhältnis, in dem sie zu Wasser, H_2O, zusammentreten. Der Name ist jedoch insofern irreleitend, als wir Kohlehydrate kennen, welche Wasserstoff über dieses Verhältnis hinaus enthalten; zudem gibt es viele Körper von ganz anderer Natur, in welchen ebenfalls Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältnis $H_2 : O$ stehen, z. B. Essigsäure, Milchsäure, manche Benzolderivate usw. — Die Kohlehydrate lassen sich einteilen in einfache und zusammengesetzte.

Die **einfachen Kohlehydrate** sind mehratomige Aldehyd- oder Keton-Alkohole. Die wichtigsten lassen sich von sechs- oder fünfatomigen Alkoholen ableiten und heissen nach der Anzahl ihrer Sauerstoffatome Hexosen resp. Pentosen. Die allgemeine Formel der Hexosen ist $C_6H_{12}O_6$. Man nennt sie auch Monosaccharide. Hierhin gehören Glukose (Traubenzucker) und Fruktose (Fruchtzucker); beide sind im Pflanzenreich weit verbreitet. Sie reduzieren alkalische Kupferoxydlösung (Fehlingsche Lösung) zu rotem Kupferoxydul, doch ist diese Reaktion keineswegs für sie allein charakteristisch. Die Hexosen unterliegen der alkoholischen Gärung, während die Pentosen nicht vergärbar sind. Zu diesen letzteren gehören die Xylose, $C_5H_{10}O_5$, welche in Verbindung mit anderen Körpern im Holze vorkommt, und die Arabinose, welche ausser anderem einen Teil des arabischen Gummi ausmacht. Es kommen auch einzelne Kohlehydrate mit 3 und 4 Kohlenstoffatomen vor, welche indessen kaum biologisches Interesse beanspruchen.

Die **zusammengesetzten Kohlehydrate** entstehen, wenn zwei oder mehrere Moleküle einfacher Kohlehydrate sich unter Wasseraustritt vereinigen, z. B. $2\ C_6H_{12}O_6 \div H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}$ oder $3\ C_6H_{12}O_6 \div 2\ H_2O = C_{18}H_{32}O_{16}$ oder $n\ C_6H_{12}O_6 \div n\ H_2O = C_{6n}H_{10n}O_{5n}$. Eine solche Vereinigung zu höher zusammengesetzten Körpern unter Wasseraustritt nennt man Kondensation (Verdichtung). Beispiele für zusammengesetzte Kohlehydrate sind 1. die Disaccharide, in deren Namen bereits angedeutet liegt, dass sie durch Kondensation aus zwei Molekülen einfacher Zuckerarten zusammengesetzt sind; ihre Formel ist $C_{12}H_{22}O_{11}$. Hierher gehören Rohrzucker, aus Glukose und Fruktose zusammengesetzt, und Maltose, welche durch Kondensation zweier Moleküle Glukose gebildet ist. Sowohl Rohrzucker als Maltose sind im Pflanzenreiche weit verbreitet; im Tierreiche tritt Milchzucker auf. Da Maltose Fehlingsche Lösung reduziert, ist sie in der botanischen Literatur häufig mit den einfachen Zuckerarten, besonders mit Glukose, zusammengeworfen worden. 2. Die Polysaccharide sind gebildet durch Kondensation mehrerer Moleküle von einfachen Kohlehydraten.

Hierher gehören Stärke, Cellulose, die Gummiarten sowie Glykogen, Inulin und Dextrin. Ihre gemeinsame Formel ist $C_{6n}H_{10n}O_{5n}$; zu Missverständnissen führt häufig die Abkürzung $C_6H_{10}O_5$. Besonders kompliziert zusammengesetzt scheinen Stärke und Cellulose zu sein; ihre Zusammensetzung wechselt unzweifelhaft etwas je nach der Pflanzenart, auf alle Fälle aber ist das Molekül sehr gross. Bei bestimmten Gummiarten und Cellulosemodifikationen treten auch Pentosen in die Zusammensetzung ein. 3. Trisaccharide, z. B. Raffinose, $C_{18}H_{32}O_{16}$, bilden eine recht verbreitete Zwischenform zwischen den Disacchariden und den Polysacchariden; wahrscheinlich kommen auch zusammengesetzte Kohlehydrate vor, welche sich von 4, 5, 6 usf. Molekülen einfacher Zuckerarten ableiten lassen. — Die zusammengesetzten Kohlehydrate werden durch Einwirkung verdünnter Säuren unter Wasseraufnahme gespalten, so dass einfache Kohlehydrate entstehen; Rohrzucker wird zu Glukose und Fruktose ($C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 2\ C_6H_{12}O_6$), Stärke zu Glukose ($C_{6n}H_{10n}O_{5n} + n\ H_2O = n\ C_6H_{12}O_6$) gespalten. Solche Prozesse heissen Hydrolyse (d. h. Spaltung unter Wasserzutritt) und bilden den Gegensatz zur Kondensation. Im Pflanzen- wie im Tierkörper spielen sich Hydrolysen in grossem Umfange ab, freilich nicht mit Hilfe von Säuren, sondern unter der Einwirkung von Enzymen (Fermenten), deren Wirkungsweise und Bedeutung im 6. Abschnitt besprochen werden.

107. Eiweisskörper und Amide. Von den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen sind die Eiweisskörper, zu denen auch die Proteïne gehören, die wichtigsten. Sie sind sehr kompliziert zusammengesetzte Körper, deren chemische Konstitution uns nur sehr oberflächlich bekannt ist. Ausser Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff enthalten sie Stickstoff (von 15—19%) und Schwefel (von 0,4—2%). Einige enthalten auch Phosphor. Sie finden sich in jeder lebenden Zelle, da sie einen wesentlichen Bestandteil des Protoplasma ausmachen, in welchem sie nie fehlen. Die Begriffe „Protoplasma" und „Eiweisskörper" dürfen nicht verwechselt werden; der erstere bezeichnet den Organismus, der zweite ist ein rein chemischer Begriff. An die Eiweisskörper schliessen sich die in den Zellkernen vorkommenden phosphorhaltigen Nukleine an (s. S. 124). Im gleichen Zusammenhang mag das ebenfalls phosphorhaltige Lecithin genannt werden, das, wie es scheint, in jeder lebensfähigen Zelle zu finden ist.

Die Eiweisskörper haben ausserordentlich grosse Moleküle und lassen sich, ähnlich wie die Polysaccharide, auffassen als durch Kondensation verschiedener einfacherer Verbindungen gebildet. Durch Einwirkung von Säuren, Alkalien und bestimmten Enzymen werden nämlich die Eiweissstoffe, zum Teil unter Hydrolyse, zu verschiedenen mehr oder weniger zusammengesetzten Körpern gespalten, welche viel leichter löslich sind als die Eiweisse selbst. Bei solchen in der Pflanze häufig eintretenden Spaltungen bilden sich oft in grossen Mengen Amide (Säure-Amide und Amidosäuren), stickstoffhaltige Körper, welche teilweise als Derivate der Ammoniakverbindungen der organischen Säuren aufzufassen sind. Hierhin gehören unter andern Asparagin, Leucin und Glutamin. Die gegenseitigen Beziehungen der Eiweisskörper und der Amide werden im 6. Abschnitt erläutert.

108. Die Kohlehydrate und Säuren des Zellsaftes. Die wichtigsten hierher gehörenden Pflanzenstoffe sind die folgenden:

A. **Zuckerarten,** und zwar Monosaccharide (besonders Traubenzucker) sowie Rohrzucker und Maltose, welche alle im Pflanzenreiche sehr weit verbreitet sind. In saftigen Speicherorganen (Rüben usw.) tritt, vor allem Rohrzucker im Zellsafte gelöst in grösster Menge auf (Zuckerrübenbau); das gleiche gilt für manche Sprosse vor dem Eintritt der Blüte (Zuckerrohr, Mais usw.). In süsssauren Früchten sind meist Monosaccharide in grossen Mengen vorhanden (Trauben, Äpfel, Birnen). Bei den Oleaceen, Rhinanthaceen und vielen Pilzen kommt der sechsatomige Alkohol Mannit vor welcher mit Monosacchariden verwandt ist (Manna von Fraxinus Ornus).

B. **Lösliche Polysaccharide** finden sich nicht in der Ausdehnung wie die Zuckerarten. Das Inulin kommt in grossen Mengen bei den Kompositen vor und erscheint hier als Reservestoff im Zellsaft gelöst, z. B. in den Knollen von Dahlia, Helianthus, bei Inula, Cichorium, Taraxacum u. a. Es ist in Alkohol, Glyzerin usw. unlöslich und wird daher bei reichlichem Zusatz dieser Körper in der Zelle ausgeschieden. Es kristallisiert in kugeligen Massen, Sphaerokristallen (Sphaeriten) mit strahliger Struktur und oft konzentrischer Schichtenbildung aus (Fig. 190). — Es muss indessen hervorgehoben werden, dass auch verschiedene andere Körper, besonders gewisse Phosphate, in ähnlicher Weise ausgeschieden werden können. — Glykogen ist weit verbreitet bei den Pilzen vertreten, im wesentlichen in halbflüssigem Zustande, und bildet, wenn es, wie in jungen Sporenschläuchen bei Ascomyceten usw., in grösseren Mengen auftritt, im Innern der Zelle eine zusammenhängende, farblose, lichtbrechende Glykogenmasse, die sich mit Jod intensiv dunkelbraun färbt (Fig. 185, S. 138). — Gummiarten (Pflanzenschleim) kommen nicht selten im Zellsaft vor, z. B. in den Knollen von Orchideen (Salep), bei manchen Zwiebeln, ferner in grossen Mengen bei Sukkulenten wie Aloë, Kaktusarten und anderen saftreichen Wüstenpflanzen, wo der Schleim wohl die Austrocknung erschwert, sowie in eigenen Gängen bei Scitamineen und anderen Pflanzen. In manchen Fällen, wo sich Pflanzenschleim im Zellinhalt findet, stammt dieser von der Zellwand (näheres darüber in Kap. 20). — Bei einer Anzahl von Braunalgen erscheinen runde, lichtbrechende Tropfen in besonderen Saftbläschen, besonders in Vorrat speichernden Zellen. Sie gleichen äusserlich Fetttropfen, bestehen aber (nach Hansteen) aus einem in Wasser löslichen Polysaccharid, nach dem Ort seines Vorkommens Fukosan genannt. Diese Deutung der Tropfen wird jedoch von anderen bestritten.

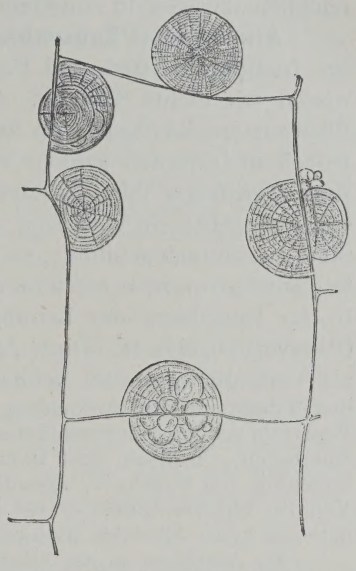


Fig. 190. Sphaerokristalle von Inulin in den Zellen einer mit Alkohol behandelten Georginenknolle. (Strasburger.)

Im Anschluss an die Kohlehydrate sind bestimmte stickstofffreie Bitterstoffe anzuführen (z. B. die Bitterstoffe von Aloë, des Wermuts und des Hopfens).

C. **Pflanzensäuren.** Am verbreitetsten sind Oxalsäure und Äpfelsäure. Die Äpfelsäure fehlt wohl in keiner Pflanze; der saure Geschmack unserer gewöhnlichsten Früchte beruht auf der Gegenwart dieser Säure. Kaktus und andere Sukkulenten bilden periodisch jede Nacht reichlich Äpfelsäure. Reich an Oxalsäure sind Oxalis Acetosella, mehrere Rumexarten und Rhabarber. Auch Zitronensäure und Weinsäure kommen sehr allgemein vor. Die Säuren erscheinen teils frei als solche, teils als lösliche Alkalisalze (vergl. auch § 132) und entstehen wohl meist durch Oxydation von Kohlehydraten.

109. Die stickstoffhaltigen Verbindungen des Zellsaftes. Amide (§ 107) finden sich wohl in allen Zellen, in grösseren Mengen jedoch nur in jungen, kräftig wachsenden Trieben, in Keimpflanzen sowie in reifenden Samen und in jungen, saftreichen Speicherorganen.

Gelöstes Eiweiss kommt gewöhnlich nur in geringen Mengen vor, reichlich dagegen in unreifem Samen.

Alkaloide (Pflanzenbasen) sind sehr verbreitet und charakteristisch für bestimmte Arten und Familien. Über ihre Bedeutung für die Pflanze wissen wir nichts Sicheres. Sie finden sich bei den betreffenden lebenden Pflanzen am häufigsten im Zellsaft; bei trockenen Samen, z. B. Strychnos, jedoch in Öltropfen gelöst. Vorwiegend erscheinen sie in jungen, im Wachstum begriffenen Pflanzenteilen, überhaupt da, wo ein lebhafter Stoffwechsel vor sich geht; sie entstehen jedenfalls durch Spaltung von Eiweisskörpern. Sind sie einmal gebildet, so nehmen sie gewöhnlich nicht am Stoffwechsel teil, sondern werden meist an der Peripherie der betreffenden Pflanzenteile und in der Umgebung der Leitungsbahnen (z. B. Colchicum) oder im Milchsaft (Papaver) abgelagert. Diese Anordnung lässt auf die Bedeutung der Alkaloide als Verteidigungsmittel schliessen. — Viele von ihnen sind sehr starke Gifte und haben zum Teil Anwendung in der Medizin gefunden, so z. B. Morphium und Papaverin von Papaver somniferum (Asien), Atropin, Nicotin, Daturin von verschiedenen Solanaceen, Cinchonin und Chinin von Cinchonaarten (Chinabäume, Süd-Amerika), Strychnin von Strychnos, Aconitin u. a. von Aconitum resp. anderen Ranunculaceen, Veratrin von Veratrum. — Bei einigen Familien wie den Labiaten und Kompositen hat man keine Alkaloide nachweisen können.

Im Anschluss an die Alkaloide sind anzuführen die wichtigen, früher als Alkaloide betrachteten Körper Koffeïn oder Theïn (Trimethylxanthin) in Kaffee und Tee, bei Paullinia sorbilis (Uaranà, Süd-Amerika) und der afrikanischen Kolanuss (Sterculia) u. a. sowie Theobromin (Dimethylxanthin) im Kakao.

Zu den Glykosiden gehören Saponin (zuerst in der Wurzel von Saponaria officinalis gefunden, in Mengen vorhanden in der Rinde des chilenischen Seifenbaumes, Quillaja Saponaria), Amygdalin, Digitalin, Solanin, deren Namen jeweils auf ihre Herkunft hinweisen.

110. Farbstoffe im Zellsaft. Die Körper, welche den Blütenblättern ihre blauen und roten Farben verleihen, sind im Zellsaft gelöst; sie werden oft unter der gemeinsamen Bezeichnung Anthocyan (Blütenblau) zusammengefasst, womit natürlich über ihre chemische Natur nichts gesagt ist. Je nach der mehr oder weniger saueren Reaktion des Zellsaftes nimmt das in neutraler Lösung blaue Anthocyan mehr oder weniger lebhaft rote Töne an, ähnlich wie Lackmus; die Erscheinung lässt sich leicht durch Vergleich der Farbe älterer und jüngerer Blüten (Pulmonaria, Myosotis, Fuchsia) beobachten. Hierher gehören auch die roten Farbstoffe, die bei vielen Laubblättern vorwiegend in der Oberhaut (Blutbuche) und auf der Sonnenseite von Früchten usw. auftreten, sowie die rote Farbe auf der Unterseite der Blätter mancher Wasserpflanzen und Waldpflanzen, wie Nymphaea, Hepatica, Cyclamen und vieler anderer. Die roten Farbstoffe im Herbstlaub (Erythrophyll) des wilden Weines und anderer Pflanzen stehen gewiss dem Anthocyan nahe; die gelben Töne des herbstlichen Laubes dagegen haben mit der Farbe des Zellsaftes nichts zu tun, sondern beruhen auf der Zerstörung des

Chlorophylls. Man kann im allgemeinen die Regel aufstellen, dass blaue, violette (tiefviolett erscheint oft schwarz, so bei Stiefmütterchenblüten) und blaurote Farbstoffe vorwiegend im Zellsaft auftreten, während die gelben und rotgelben häufiger an Chromoplasten gebunden sind (S. 130). Doch kennen wir auch Beispiele für Blüten mit gelbem Zellsaft wie Georginen, Verbascum, bestimmte Acacien usw. Die weisse Farbe mancher Blüten und anderer Pflanzenteile kommt durch Lichtreflex in farblosem lufthaltigem Gewebe oder durch dichte „weissfilzige" Behaarung zustande. Über Farbstoffe in der Zellwand siehe S. 170.

Wir besitzen eine Reihe von wichtigen Farbpflanzen. Die dunkelfarbigen Varietäten der Stockmalve sind wegen des Farbstoffes ihrer Kronblätter zur Weinfärbung sehr gesucht. Bei Indigofera und gewissen anderen Arten entsteht der Indigo erst bei der Verarbeitung; der Körper, aus welchem der Farbstoff gewonnen wird, findet sich als „Chromogen" im Protoplasma. In Farbhölzern wie Campecheholz (Haematoxylon Campechianum), dem roten Sandelholz (Pterocarpus santalinus), Fernambukholz (Caesalpinia-Arten) und dem gelben Holz von Maclura aurantiaca liegt der Farbstoff in den Zellwänden des toten Holzes (vergl. § 127).

111. Gerbstoffe. Unter dieser Bezeichnung fasst man gewöhnlich eine Reihe von verschiedenartigen, zur aromatischen Reihe gehörenden Verbindungen zusammen, welche sich unter anderem dadurch auszeichnen, dass sie mit Eisensalzen tiefblauschwarze oder grüne Farben annehmen. Mehrere von diesen Körpern, wie Gallussäure, Tannin, sind gut bekannt, von anderen weiss man dagegen nur wenig. Die Gerbstoffe kommen in der lebenden Zelle nur im Zellsaft, oft in besonderen Saftbläschen, vor, die sich namentlich bei manchen Algen in grosser Anzahl und geringen Grössen finden (Fig. 170, S. 128). Stirbt die Zelle ab, so nimmt das Protoplasma, ganz besonders aber die Zellwand, diese Körper auf, so im Kernholz der Bäume, in vertrockneten Rinden usw. In den zur Gerberei verwerteten, besonders gerbstoffreichen Pflanzenteilen ist der Gerbstoff auch vorwiegend in den Zellwänden zu finden, welche sich durch partielle Oxydation dieser Körper braun färben.

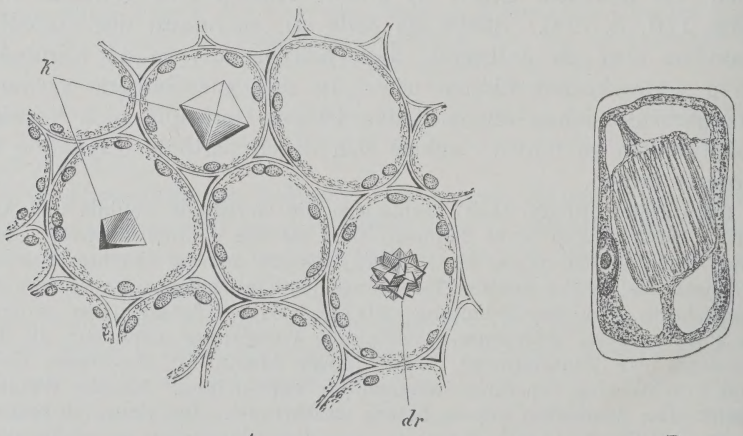
In toten Zellen (Rinde, Holz) verhindern die Gerbstoffe Fäulnis und Angriffe durch Pilze, hauptsächlich wohl dadurch, dass sie die Protoplasmareste „gerben". Biologische Bedeutung gewinnen sie insofern, als sie manche Früchte, Samen und andere Pflanzenteile für die meisten Tiere ungeniessbar machen. Im übrigen wissen wir nichts sicheres über ihre Bedeutung. Als Gerbmittel haben ausser anderen die folgenden Pflanzen resp. Pflanzenteile technische Verwertung gefunden: die Rinde von Eichenarten (die „Spiegelrinde", Rinde junger Bäume, ist die beste); auch die Samen und Fruchtbecher der Eiche kommen zur Verwendung. Manche Weiden, besonders Salix alba, pentandra, Caprea liefern Gerberrinde. Die Früchte bestimmter Leguminosen der Nilländer (Acacia-Arten) und Amerikas (Caesalpinia coriaria) und andere werden technisch benützt, ebenso die sogenannten Galläpfel (Gallen), d. s. eigenartig geformte Missbildungen, welche auf Blättern, Sprossachsen usw. durch den Stich und die Eiablage von Wespen (Cynips) und Blattläusen entstehen. Die wichtigsten Gallen stammen von der Eiche, wo sie durch Cynips gallae tinctoriae und andere Wespenarten erzeugt werden, und von Rhus-Arten (chinesische Galläpfel), wo Blattläuse die Urheber der Missbildung sind.

112. Im Protoplasma gelöste Stoffe. Wir müssen annehmen, dass im Protoplasma, welches in allen lebenden aktiven Zellen stark wasser-

haltig ist, grössere oder geringere Mengen von Zucker, Amiden usw. in Lösung und zweifellos auch von gelöstem Eiweiss vorhanden sind. Die schwach alkalische Reaktion des Cytoplasma beruht vielleicht auf der Gegenwart von phosphorsaurem Kali, welches, wie es scheint, immer die Eiweisskörper begleitet; doch ist es auch möglich, dass die Reaktion von organischen, basisch reagierenden Atomgruppen bestimmt wird. Da die Hautschicht, welche das Cytoplasma gegen den Zellsaft abgrenzt, nach eingetretenem Tode der Zelle für diese Körper durchlässig wird, so ist das Studium der Stoffverteilung im Protoplasma ausserordentlich schwierig, zumal die Zelle bei der Untersuchung sehr leicht abstirbt.

Pfeffers Methode, durch Einwirkung unschädlicher oder stark verdünnter Körper Farbenreaktionen in der lebenden Zelle hervorzurufen, hat sicher eine Zukunft; bisher hat sie, abgesehen von der zuverlässigen Konstatierung der alkalischen Reaktion des Protoplasma, nur negative Aufschlüsse gegeben. So haben sich nie Gerbstoffe im Protoplasma selbst nachweisen lassen (Klercker), ebensowenig wie die im Zellsafte gelösten Farbstoffe je im Plasma auftreten. Ferner verdient angeführt zu werden, dass Ozon, Wasserstoffsuperoxyd oder andere Formen von aktivem Sauerstoff (Pfeffer) sich nicht oder jedenfalls nicht allgemein nachweisen lassen, während einige Physiologen die Gegenwart dieser Körper zur Erklärung der Oxydationsprozesse bei der Atmung angenommen hatten.

113. Von den **Kristallbildungen in der Zelle** sind Ausscheidungen von oxalsaurem Kalk die auffallendsten uud am häufigsten vorkommenden. Die Kristalle sind oft von einer Cytoplasmaschicht umgeben oder sie liegen anscheinend frei im Zellsaft. Sie können einzeln (z. B. als Oktaëder, Fig. 191 *k*, 192 *O*), als Kristallsand (zahlreiche kleine



A *B*

Fig. 191. *A* Kristalle *(k)* und eine Druse *(dr)* von oxalsaurem Kalk bei *Begonia* (200/1). (Prantl.)
B Raphidenzelle aus der Luftwurzel der Vanille. Das Protoplasma hat sich etwas von der Zellwand zurückgezogen, welche hier nur durch eine Linie angedeutet ist. (Kohl.)

Kristalle in ein und derselben Zelle, z. B. bei den Solanaceen) oder, namentlich bei Monokotylen, als Raphiden auftreten, d. h. nadelförmige Kristalle, welche in grosser Anzahl parallel nebeneinander liegend ein von Cytoplasma umgebenes Bündel in besonderen Zellen bilden; diese Zellen sind meist

bedeutend grösser als die Nachbarzellen und enthalten im Zellsaft einen klaren Schleim (Fig. 191 *B*). Die spitzen Nadeln dienen wohl als Verteidigungsmittel gegen verschiedene kleinere pflanzenfressende Tiere, besonders Schnecken (Stahl). Die Kristalle von oxalsaurem Kalk können auch um einen Mittelpunkt zu einem morgensternförmigen Körper, zu einer Kristalldruse geordnet sein (Fig. 191 *dr*); solche Drusen sind bei Dikotylen sehr häufig und treten hier besonders reichlich in der Rinde und im Mark der Bäume sowie in den tieferliegenden Zellen des Blattfleisches auf. Manche Monokotylen (Liliiflorae) besitzen sogenannte Kristallzellen; hier füllen ein oder mehrere Kristalle von einer Haut umschlossen fast den ganzen Zellraum aus, der im übrigen nur Luft führt und von verkorkten Wänden umschlossen wird.

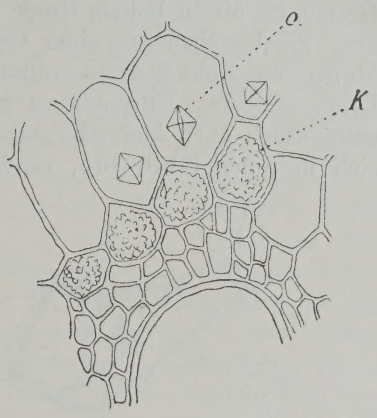


Fig. 192. Aus dem Blütenstiel von *Maranta*. *K* Kieselkörper, *O* oxalsaurer Kalk. (O. G. Petersen.)

Die Rolle des Calciumoxalats im Stoffwechsel der Pflanze ist noch nicht vollkommen aufgeklärt (vergl. 6. Abschnitt); in den meisten Fällen müssen wir die Kristalle als wertlose Ausscheidungsprodukte auffassen, und doch kann bei Hungerperioden ein Teil wieder aufgelöst werden, soweit er in lebenden Zellen liegt. Im grossen und ganzen aber liegen die Kristalle vorwiegend in älteren Geweben; alte Blätter und alte Rinde enthalten viel oxalsauren Kalk, der also mit diesen abgeworfen wird. In Nahrung speichernden Zellen kommt er nicht oder nur in geringen Mengen vor; in der Kartoffelknolle beispielsweise, wo er bei der Entwickelung erscheint, verschwindet er wieder bei der Reife. Über das Vorkommen von oxalsaurem Kalk in der Zellwand siehe S. 170. In einigen Familien fehlt der oxalsaure Kalk (Gräser, Cruciferen, Farne usw.).

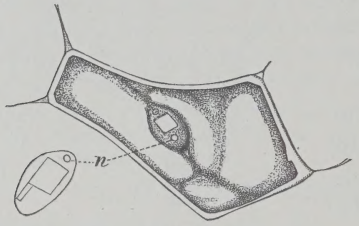
Zitronensaurer Kalk kann ebenso wie oxalsaurer Kalk auftreten und wird mit letzterem leicht verwechselt (Wehmer).

Kieselsäure kommt, ausser in Zellwänden (s. S. 169), auch ausgeschieden in bestimmten Zellen oder Zellgruppen bei verschiedenen Pflanzenfamilien, z. B. Scitamineen, Palmen, Orchideen, Podostemaceen vor. Diese Kieselkörper können verschiedene Formen besitzen und nehmen gelegentlich morgensternähnliche Gestalt an (Fig. 192). (Von oxalsaurem Kalk lassen sich die Kieselkörper leicht durch ihre Unlöslichkeit in verdünnter Salzsäure unterscheiden.) Für den Stoffwechsel haben die Kieselkörper keine Bedeutung.

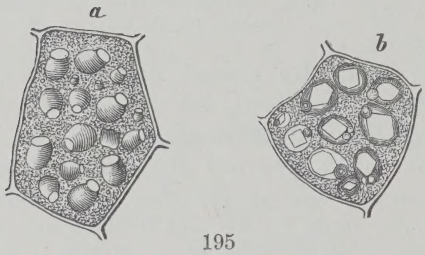
114. Eiweisskristalle sind ziemlich häufig. Da sie in mancher Beziehung von gewöhnlichen Kristallen abweichen — sie quellen bei Zusatz verschiedener Flüssigkeiten und haben variierende Winkel — so bezeichnet man sie meist als Kristalloide. — Im Zellkern beobachtet man sie beispielsweise bei Pyrola (Fig. 193), Utricularia, Lathraea, Stylidium und anderen. Nicht selten treten sie in Chromatophoren auf. Unmittelbar im Cytoplasma oder im Zellsaft liegen sie bei einer Reihe von Pflanzen; so finden sie sich

in den unmittelbar an den Kork angrenzenden Zellen der Kartoffelknolle (Fig. 194 *er*), bei vielen Meeresalgen und Algenpilzen (Phycomyceten). — Am häufigsten aber erscheinen Kristalloide eingeschlossen im

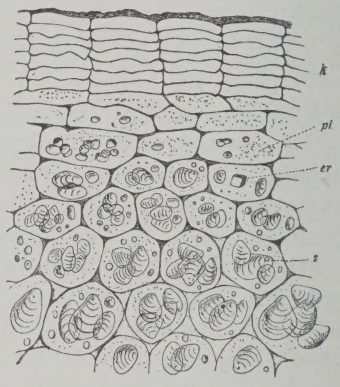
Aleuron (Klebermehl, Proteïnkörner). Das Aleuron tritt in Form kugelrunder, ellipsoidischer oder ganz unregelmässig gestalteter Körper (Aleuronkörner) auf, welche wohl in keinem trockenen Samen fehlen. Ihre Gestalt ist oft in hohem Grade charakteristisch für die betreffende Pflanzenart. Sie bestehen aus einer Grundmasse, welche im wesentlichen Eiweisskörper und Kohlehydrate enthalten und verschiedene Bildungen einschliessen kann. Grosse Aleuronkörner führen sehr häufig Kristalloide (Fig. 195 *b*), gelegentlich auch kleine Kristalle von oxalsaurem Kalk. Fast immer finden sich in ihnen Globoide, runde oder traubenförmige, nicht kristallinische



193



195



194

Fig. 193. Eine Zelle von *Pyrola rotundifolia* mit Kristalloid im Zellkern und ein isolierter Zellkern mit Kristalloiden. *n* Kernkörperchen. (Raunkiær.) — Fig. 194. Schnitt durch eine Kartoffelknolle. *k* Kork; *pl* plasmaführende Zellen mit kleinen Stärkekörnern; *er* Kristalloid; *s* Stärkekörner. (Tschirch.) — Fig. 195. Zwei Zellen aus dem Sameneiweiss eines Ricinussamens ($^{500}/_{1}$). *a* die Zelle liegt in Öl, so dass besonders die Globoide in den Aleuronkörnern sichtbar werden; *b* eine Zelle mit sublimathaltigem Alkohol behandelt; in den Aleuronkörnern treten sowohl Globoide als Kristalloide deutlich hervor. (Pfeffer.)

Körner, welche in der Hauptsache aus dem Calcium- und Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure neben Bernstein- und Apfelsäure bestehen. Besonders gross und deutlich sind die Aleuronkörner im Ricinussamen (Fig. 195). Sie liegen hier in einer ölreichen Cytoplasmamasse und führen neben den Globoiden grosse Kristalloide. In den Keimblättern der Leguminosensamen kommen grosse Aleuronkörner bei den Arten mit fettreichen, stärkefreien Samen (z. B. bei der Lupine) vor, während sie bei den Arten mit stärkehaltigen Samen klein sind; ganz allgemein sind die Aleuronkörner immer am grössten in fettreichen Samen. Die Aleuronkörner entstehen,

indem der eiweissreiche Zellsaft in den Vakuolen des jungen Samens bei der Reifung konzentriert wird; zuerst werden die Kristalloide gebildet. Die übrigen organischen Bestandteile des Zellsaftes finden sich in der Grundmasse, deren Zusammensetzung daher sehr verschieden sein kann. Enthielt der Zellsaft Farbstoffe, so erscheinen die Aleuronkörner gefärbt, z. B. blau bei Knautia, rot bei Hibiscus, hellgelb bei der Lupine.

115. Fettstoffe sind im Pflanzenreiche ausserordentlich verbreitet und enthalten hier häufig einen Überschuss an freien Fettsäuren. In grösseren Mengen finden wir Fettstoffe, besonders fette Öle, als Reservestoffe in Samen und Sklerotien (d. s. Dauermycelien bei den Pilzen), im Winter auch im Holz mancher Bäume (Linde, Birke). Wenn der abgelagerte Fettstoff wieder in den Stoffwechsel eintreten soll, so wird jedenfalls ein grosser Teil davon in Kohlehydrate (Stärke, Zucker) übergeführt. Auch im Fleische mancher Früchte ist fettes Öl enthalten, so in der Olive. Die Fettstoffe treten meist in umgekehrten Mengenverhältnissen auf wie die Stärke, so dass ölreiche Samen keine oder sehr wenig Stärke enthalten und umgekehrt. Die Moose sind durchgehends sehr reich an Fett, am wenigsten noch die Bewohner sehr feuchter Standorte. Die meisten Pflanzenfette sind flüssig, doch sind die Fette vieler tropischer Pflanzen fest, z. B. Kakaobutter, ferner Kokosnussöl und viele andere Palmenfette. In den Zellen erscheint das Fett oft in Form winziger Öltröpfchen im Cytoplasma (in Emulsion), in den Zellen vieler Nahrung speichernden Organe jedoch häufig in Gestalt grösserer, kugelrunder, stark lichtbrechender Tropfen im Zellsafte, so z. B. in zuckerführenden Zellen des Zuckerrohres, in vielen Sporen und bei vielen Algen. Die Fettstoffe sind in fettreichen Samen oft gleichmässig im Cytoplasma verteilt. Gelegentlich nimmt das Fett auch die Gestalt kristallinischer Bildungen an; in der Paranuss (Bertholletia) beispielsweise erscheint es in Nadelform. Über Öltropfen in Chlorophyllkörpern u. dergl. siehe S. 128.

Die wichtigsten Ölpflanzen sind: Lein (Linum usitatissimum, die Samen geben „Leinöl"), Raps (Brassica Napus), Sonnenblume (Helianthus annuus), Hanf (Cannabis), Erdnuss (Arachis hypogaea), Ricinus, Sesamum, Mandel, Wallnuss, Baumwolle, Kakaobaum und Kokospalme u. a.; bei all diesen Pflanzen wird der Fettstoff aus dem Samen gewonnen. Beim Ölbaum (Olea europaea), von welchem das Provenceröl oder Baumöl stammt, und bei der guineischen Ölpalme (Elaeis) wird das Öl vorzugsweise aus dem Fruchtfleisch erhalten.

Von ähnlicher Beschaffenheit wie festes Fett ist das Cholesterin, das sich in nicht wenigen Pflanzenölen findet (im Mandel- und Olivenöl, im Fett der Getreidearten); es ist ein einatomiger Alkohol ($C_{26}H_{43}OH$). Übrigens werden eine Reihe von verwandten Körpern als Cholesterine zusammengefasst; sie treten in grössten Mengen im Nervengewebe der Tiere und in der Galle auf, scheinen aber in keiner Zelle zu fehlen.

In enger Verbindung mit Fettstoffen, zum wenigsten in diesen gelöst, sind gewisse Farbstoffe, welche besonders bei den Pilzen (und im Tierreich) weit verbreitet sind, die sogenannten Lipochrome (λίπος Fett). Hierher gehört z. B. der Farbstoff des gelben Becherpilzes (Peziza) und der Sommersporen der Rostpilze; auch das Chlorophyll kann wohl als ein Lipochrom aufgefasst werden (S. 128). In vielen Fällen liegt jedoch die Farbe der Pilze in der Zellwand (S. 170), seltener im Zellsaft.

116. Harze, Balsame, Gummiharze sowie **ätherische (flüchtige) Öle** und andere aromatische Stoffe kommen in vielen Pflanzen vor. Im Inneren der Zelle erscheinen sie als stark lichtbrechende Tropfen, vorwiegend im Zellsafte. In den meisten Fällen finden sich die hierher gehörenden Stoffe in besonderen Zellen oder Organen abgelagert (innere Höhlungen, Drüsenhaare), in Zwischenräumen zwischen den betreffenden Zellen (Harzkanäle, Ölgänge usw., vergl. § 151) oder im Milchsaft (siehe unter Gewebslehre).

Über die Bedeutung dieser Stoffe wissen wir nur wenig. Harze und Balsame dienen vermutlich der Pflanze als Schutz; wird die Pflanze beschädigt, so fliessen diese Stoffe aus und erstarren zu einer für Wasser und Luft undurchdringlichen Masse, welche zweifellos Infektion und Fäulnis verhindert. Knospenschuppen (z. B. bei der Rosskastanie) sind ebenso wie manche junge Blätter (Erle, Birke, Balsampappel) in vielen Fällen zum Schutze gegen Austrocknung (S. 62) mit harzartigen Stoffen überzogen.

Die biologische Bedeutung der flüchtigen (ätherischen) Öle ist im einzelnen wenig bekannt. Der Geruch der Blüten, speziell der Kronblätter, lockt wohl die Insekten an. Für viele Pflanzen bilden ätherische Öle sicher eine Waffe gegen Wiederkäuer und andere pflanzenfressende Tiere, welchen Geruch und Geschmack solcher Pflanzen wie des Waldmeisters oder der sonst kaum bewehrten Umbelliferenfrüchte unangenehm sind. Man hat auch angenommen, dass eine mit Dämpfen ätherischer Öle geschwängerte Luftschicht die Pflanze am Tage gegen zu starke Erwärmung, bei Nacht gegen starke Abkühlung schützen solle, was besonders Pflanzen in trockenen Klimaten zugute kommen würde. Damit erklärte sich vielleicht auch die Tatsache, dass Pflanzen mit ätherischen Ölen in den Ernährungsorganen (Spross, Blätter) vorzugsweise in heissen Ländern zuhause sind, wie z. B. die vielen Labiaten im Mittelmeergebiet. Viele der hierher gehörigen Stoffe besitzen technisches oder medizinisches Interesse.

Die folgenden Familien sind besonders reich an ätherischen Ölen: die Labiaten (Lavendel-, Pfeffermünz- und Rosmarinöl), die Umbelliferen (Kümmel-, Anis-, Fenchelöl usw.), die Aurantiaceen (Zitronenöl und Bergamottöl und andere Öle von Citrus-Arten), die Myrtaceen („Nelkenöl" aus Gewürznelken, d. s. Blütenknospen von Caryophyllus aromaticus), die Lauraceen (Zimtöl, Kampfer vom Kampferbaum); ferner sind anzuführen Rosen, Veilchen und manche andere wohlriechende Blüten, welche in der Parfümerie zur Verwendung kommen.

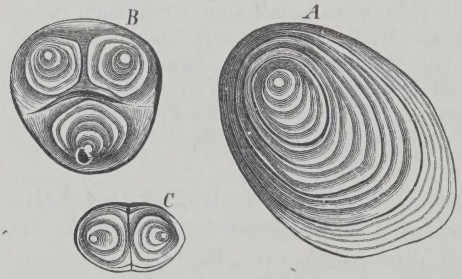
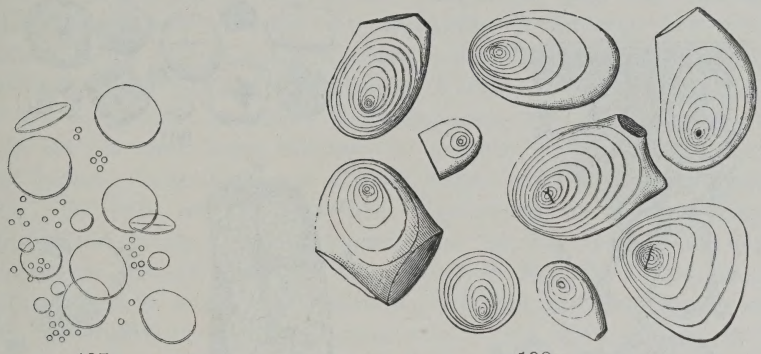


Fig. 196. Kartoffelstärke ($^{800}/_{1}$). *A* ein einzelnes Korn; *B* ein halbzusammengesetztes Korn; *C* ein ganz zusammengesetztes Korn (ohne gemeinsame Schicht). In den zusammengesetzten Körnern liegen die Kerne am weitesten von den trennenden Flächen entfernt. (Sachs.)

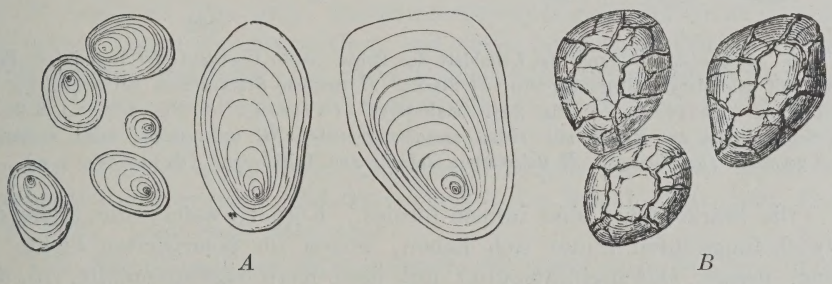
117. Stärkekörner. Stärke (Amylum) erscheint immer ausgeschieden in Gestalt von Stärkekörnern (Fig. 194), welche in sehr verschiedenen Grössen auftreten können, von kleinen, unter dem Mikroskop kaum unterscheidbaren Körnchen an bis zu grossen 0,1 bis 0,2 mm langen, für das unbewaffnete Auge sichtbaren Körnern. Die grössten Stärkekörner treffen wir in den Speicherorganen; ihre Gestalt ist sehr oft

charakteristisch für die betreffende Art (Gattung, Familie) und für das betreffende Organ. An vielen Stärkekörnern lässt sich bei passender Vergrösserung ohne weiteres eine Schichtung erkennen (Fig. 196, 198); bei anderen wird diese erst unter der Einwirkung bestimmter Reagentien (verdünnte Kalilauge, Chromsäure) oder bei beginnender Auflösung des Kornes in der Pflanze selbst sichtbar (Fig. 203). Bei vollkommener Austrocknung des Stärkekorns verschwindet die Schichtung; wir können daher annehmen, dass diese Schichtung auf einem Wechsel mehr oder weniger dichter (in verschiedenem Masse wasserhaltiger) Schichten beruht, deren Unterschiede



197 198

Fig. 197. Stärkekörner aus dem Sameneiweiss des Weizens. Zwei Körner sind in Kantenansicht dargestellt. (Vogl.) — Fig. 198. Sagostärke. (Rützou.)

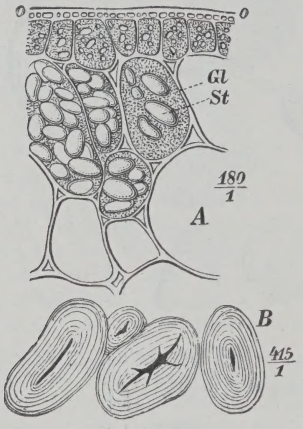


A *B*

Eig. 199. *A* Kartoffelstärke ($^{415}/_{1}$). *B* Zellen aus einer Kartoffelknolle, welche durch Kochen von einander getrennt sind; die Stärkekörner sind stark gequollen und füllen die Zelle vollkommen aus. Die netzförmigen Linien werden durch die äussersten Schichten der Stärkekörner und durch das zwischen diesen liegende Cytoplasma gebildet. (A. Rützou; B. Schleiden.)

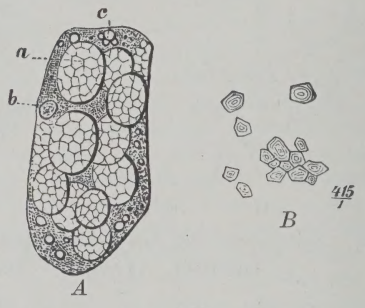
in der Lichtbrechung das charakteristische Bild hervorrufen. Die Schichten umgeben einen Kern, welcher oft ohne weiteres sichtbar ist. Sind die Schichten allseitig gleichmässig ausgebildet, so wird der Kern central liegen; sind die Schichten nach einer Seite hin stärker entwickelt, so liegt der Kern excentrisch (Fig. 196, 198). Der Wassergehalt der Stärkekörner ist am grössten im Kern; beim Austrocknen erscheint oft an seiner Stelle ein lufterfüllter (dunkler) Raum (Kernhöhlung), von welchem häufig radiale Spalten ausgehen (Fig. 200, 201).

Die Stärkekörner sind einfach oder zusammengesetzt. Die ersteren (Fig. 196 *A*) besitzen nur einen einzigen Kern, die letzteren dagegen mehrere, von denen jeder von seinem Schichtensystem umgeben ist. Halb zusammengesetzt heissen die Stärkekörner, wenn sie nach aussen hin von einer gemeinsamen Schicht umgeben sind (Fig. 196 *B*), ganz zusammengesetzt, wenn diese gemeinsame Schicht fehlt (Fig. 196 *C*, 202 *A*). Die ganz zusammengesetzten Körner zerfallen leicht in ihre Teilkörner. Manche Stärkekörner sind aus einer grossen Anzahl von Teilkörnern zusammengesetzt, z. B. bei Festuca aus über 8000, beim Spinat aus über 30000.



200

201



202

Fig. 200. *A* Querschnitt durch das Keimblatt der Erbse. *o—o* Oberhaut; *Gl* fetthaltiges Protoplasma mit zahlreichen Aleuronkörnern; *St* Stärke. *B* Isolierte Stärkekörner mit Schichtung und Kernhöhlung. (Rützou.) — Fig. 201. Maisstärke. (Rützou.) — Fig. 202. *A* Zelle aus dem Sameneiweiss des Hafers mit vielen zusammengesetzten *(a)* und einigen nicht zusammengesetzten *(b)* Körnern. *B* Reisstärke; einfache und Teilkörner. (Schleiden u. a.)

Die Stärkekörner sind immer farblos. Körner, welche die allerersten Entwickelungsstufen hinter sich haben, zeigen im polarisierten Lichte ein Kreuz, dessen Durchschnittspunkt mit dem Kern zusammenfällt, so dass dieser auch in solchen Fällen leicht bestimmt werden kann, wo er nicht unmittelbar sichtbar ist. Da auch jedes Teilkorn das Kreuz zeigt, so kann in zweifelhaften Fällen das polarisierte Licht entscheiden, ob ein Stärkekorn einfach oder zusammengesetzt ist.

Die Stärkekörner sind im Pflanzenreiche ganz ausserordentlich verbreitet; sie fehlen nur bei den Pilzen und bei den braunen, roten und blaugrünen Algen, sowie in vereinzelten anderen Fällen. Sie treten, zum mindesten periodisch, in den allermeisten Chlorophyll führenden Zellen auf; besonders aber findet sich Stärke reichlich in den meisten geophilen Trieben. Auch in vielen Samen erscheint Stärke als Reservestoff; immerhin führen die meisten Samen ($^9/_{10}$ der untersuchten Arten) nicht Stärke, sondern Fett. Die Stärkekörner der verschiedenen Arten lassen sich oft

unter dem Mikroskop nach der Gestalt und Schichtung der Körner, der Grösse und Lage des Kerns bestimmen.

Einige der auch in technischer und ökonomischer Hinsicht wichtigsten Stärkekörner sind im folgenden zusammengestellt:

A. Einfache Stärkekörner. Im Sameneiweiss des Roggens, des Weizens und der Gerste enthalten die Zellen gleichzeitig ganz kleine und sehr viel grössere Stärkekörner; Zwischenstufen fehlen ganz oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Die kleinen Körner sind kugelrund, die grossen scheibenförmig mit undeutlicher Schichtung (Fig. 197).

Die Stärkekörner der Kartoffel, des Sago und des Arrow-root sind ellipsoidisch oder eiförmig mit deutlicher Schichtung und meist excentrischem Kern. Die Kartoffelstärke (Fig. 196, 199, vergl. auch 194) hat sehr grosse, im allgemeinen eiförmige Körner; Grösse bis 0,1 mm. Die Körner des Sago (aus dem Mark der Sagopalme, Fig. 198) haben an einem Ende oft ein bis zwei ebene Flächen, an welchen ein bis zwei Körner festgesessen hatten; diese kleineren Körner finden sich isoliert zwischen den grösseren, so dass wir es also hier eigentlich mit zusammengesetzten Körnern zu tun haben. Das westindische Arrow-root (meist unrichtig Salep genannt) stammt von den Rhizomen von Maranta arundinacea; die Stärkekörner ähneln denen der Kartoffel, doch ist die Schichtung weniger deutlich. Die Stärkekörner der Leguminosen (Fig. 200) sind in der Regel bohnenförmig oder ellipsoidisch mit centralem Kern, dessen Stelle jedoch meist von einer Kernhöhlung eingenommen wird; die Schichtung ist meist deutlich.

Maisstärke (Fig. 201). Das Sameneiweiss besteht aus einem mehligen Teil, dessen Körner abgerundet sind, und einem hornartigen Teil, in welchem die Stärkekörner vielkantig und dicht in den Zellen zusammengedrängt sind.

B. Zusammengesetzte Stärkekörner. Reis- und Haferstärke (Fig. 202) sind einander ähnlich. Neben einfachen Körnern, die beim Reis besonders zahlreich sind, treten hier grosse, ellipsoidische, aus vielen Teilkörnern zusammengesetzte Stärkekörner auf (beim Reis 4—100, beim Hafer bis zu 300). Über Sago siehe oben.

118. Zur Chemie der Stärkekörner. Die Stärke ist ein Polysaccharid von komplizierter Zusammensetzung (S. 145), welches in etwas verschiedenen Modifikationen auftritt; so erscheinen im einzelnen Korn mindestens zwei Stärkearten. Stärke ist leicht mit Jod nachzuweisen, welches die Körner bei Gegenwart von Wasser intensiv blau färbt. — Behandelt man Stärkekörner mit verdünnten Mineralsäuren (in der Kälte) oder mit Speichel (bei ca. 50°), so verliert das Korn nach und nach die Fähigkeit, sich bei Behandlung mit Jod zu bläuen; es wird nun durch Jod braunrot gefärbt. Die Stärke wird nämlich durch die angeführte Behandlung teilweise in Amylodextrin übergeführt, welches ebenso wie Stärke in kaltem Wasser nicht sofort löslich ist. Durch längere Einwirkung lassen sich indessen die Körner vollkommen zur Auflösung bringen. Die Stärkekörner bestimmter Pflanzen nehmen mit Jod einen mehr violett als blauen Ton oder sogar eine blau-rote Farbe an (A. Mayer), so dass hier auf Gegenwart dextrinartiger Stoffe geschlossen werden kann. Die Stärkekörner bestehen nicht ausschliesslich aus Stärke; stets enthalten sie eine geringe Menge stickstoffhaltiger Körper sowie Aschenbestandteile. Die durch technische

Mittel gereinigte Stärke des Handels ist arm an fremden Stoffen. Die Stärke wird aus den Pflanzen durch Zerkleinerung derselben (z. B. Zerreiben der Kartoffeln) und Behandlung mit Wasser (Schlemmen usw.) gewonnen. Kartoffel- und Sago-„Mehl" ist Stärke; das Mehl der Getreidearten dagegen ist das durch Mahlen der Samen erhaltene Produkt, hauptsächlich das Sameneiweiss in pulverisierter Form, und enthält daher neben der Stärke gleichzeitig Eiweiss, Teile der Samenschale usw.

Die Stärkekörner quellen in Wasser von etwa 60° zu einem klaren Kleister. Ähnliche Wirkung hat Kali- und Natronlauge; man benützt diese Eigenschaft zum Aufhellen undurchsichtiger stärkeführender Gewebe bei der mikroskopischen Untersuchung. Man kann die Stärkekörner als eine Art besonders dichter Sphaerite (§ 108) auffassen, die als Reservestoffe in den dazu bestimmten Zellen gebildet werden, wenn sich in diesen Kohlehydrate in Lösung, besonders Zucker, in grösseren Mengen ansammeln.

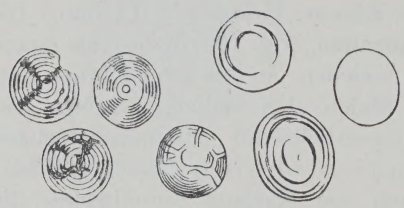


Fig. 203. Stärkekörner aus einem keimenden Weizenkorn. Verschiedene Stadien der Auflösung; die Schichtung ist deutlich geworden. Rechts ein noch unverändertes Stärkekorn. (Sachs.)

Die Stärkekörner beteiligen sich niemals direkt am Stoffwechsel, sondern müssen erst durch Hydrolyse (S. 146), besonders unter Bildung von Zuckerarten, vorwiegend Maltose und Rohrzucker, in Lösung gehen. Besonders auffallend ist dieser Vorgang bei der Keimung stärkehaltiger Samen und Knollen. Hier schreitet die Auflösung entweder gleichmässig von aussen nach innen (Kartoffelstärke) oder auch, wenigstens dem Anschein nach, von innen nach aussen (z. B. in der Bohne); in anderen Fällen werden unregelmässige Löcher und Kanäle in die Körner gefressen, so dass diese zuletzt in Stücke zerfallen und vollständig verschwinden (Fig. 203), ein Vorgang, der übrigens bei der Lösung fester Körper in Wasser recht allgemein ist. Die grosse Bedeutung der Stärke im Stoffwechsel wird im 6. Abschnitt des näheren behandelt.

119. Die Entwickelung des Stärkekorns. Die Stärkekörner entstehen nie unmittelbar im Zellsaft oder Cytoplasma, sondern in besonderen Organen (Amyloplasten) und zwar in Chromatophoren, welche die Fähigkeit besitzen, aus Zucker und verwandten Stoffen Stärke zu bereiten. Einige Forscher nehmen an, dass alle Chromatophoren diese Fähigkeit haben; wenn das wohl auch in der Ausdehnung kaum richtig ist, so kann man doch in den meisten Fällen durch künstliche Zufuhr von Zucker Stärkebildung hervorrufen. Chlorophyllkörper und andere Chromatophoren sind früher bereits besprochen worden (S. 127 ff.); in Beziehung auf Anlage und Wachstum stimmen sie in allem wesentlichen mit den stärkebildenden Leukoplasten, den sogenannten Stärkebildnern, überein. Diese letzteren bringen gewöhnlich die grössten Stärkekörner hervor und sind daher zum Studium der Stärkekornentwickelung besonders geeignet. Die Stärkebildner sind rundliche, spindel- oder stabförmige Körper (Fig. 204, 205), welche in allen farblosen, Stärke erzeugenden Zellen auftreten. Sie bilden Stärke auf

Kosten von organischen, der Zelle zugeführten Stoffen wie Zucker u. dergl., während die Chlorophyllkörper Stärke gewöhnlich aus den Stoffen aufbauen, welche sie bei ihrer Kohlensäureassimilation gewinnen. Die Stärkebildung selbst beruht jedoch in beiden Fällen auf dem gleichen Prinzip: Kondensation von Zucker und ähnlichen Kohlehydraten zu den ausserordentlich grossen Stärkemolekülen; da die Stärke unlöslich ist, so wird sie in Form von Stärkekörnern ausgeschieden.

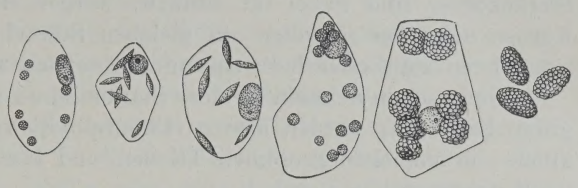


Fig. 204. Zellen von *Melandrium macrocarpum* mit je einem Zellkern und mit kugelrunden *(A)* oder spindelförmigen *(B, C)* Stärkebildnern. Das Cytoplasma ist in den Figuren nicht angedeutet. Die Stärkekörner entstehen im Innern der Stärkebildner *(D)*, welche zuletzt ganz von kleinen Stärkekörnern erfüllt werden; diese letzteren bilden je nach der Gestalt des Stärkebildners ein zusammengesetztes rundes oder ellipsoidisches Korn *(E, F)*. (Schimper.)

Die Anlage der Stärkekörner geschieht auf zwei Arten:

A. Sie entstehen im Innern der Stärkebildner, erscheinen meist zu mehreren, manchmal auch in sehr grosser Zahl und sind dann sehr klein (Fig. 204). Mit dem Heranwachsen der jungen Körner nimmt der Stärkebildner mehr und mehr ab, bis er in vielen Fällen ganz verschwindet. Durch gegenseitigen Druck während des Wachstums werden die kleinen Stärkekörner sehr häufig vielseitig abgeplattet. Bleiben die jungen Körner zu einem abgerundeten Ganzen zusammengeschlossen, so entstehen zusammengesetzte Stärkekörner (Figur 202). Solche können auch in der Weise zustande kommen, dass mehrere Stärkebildner mit einfachen Körnern sich in einem nicht zu weit vorgeschrittenen Stadium zu einer Gruppe vereinigen.

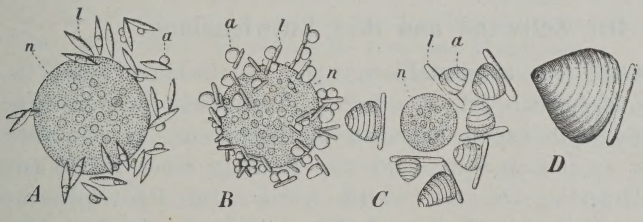


Fig. 205. Aus einer Orchidee *(Phajus grandiflorus)*. *A* Der Zellkern *(n)* mit den ihn umgebenden spindelförmigen Stärkebildnern *l*, an jedem Stärkebildner sitzt ein kleines Stärkekorn. *B* wie *A*, aber mit stabförmigen Stärkebildnern. *C* die Stärkekörner *(a)* sind grösser geworden, die Schichtung ist deutlich. *D* ein Stärkebildner mit einem fast vollkommen ausgebildeten Stärkekorn. (Schimper.)

B. Die Stärkekörner werden dicht unter der Oberfläche des Stärkebildners angelegt, welche, wenigstens dem Anschein nach, bald durchbrochen wird, so dass die Körner der Oberfläche aufsitzen (Fig. 205). Die Folge davon ist, dass die Stärkekörner einseitig entwickelt werden; an der nach innen zu gelegenen Seite werden die Schichten viel mächtiger als an der entgegengesetzten, und der Kern kommt excentrisch in das vom Stärkebildner entfernte Ende des Kornes

zu liegen. Diesem Modus folgen die grössten und auffälligsten Stärkekörner (z. B. bei der Kartoffel und bei Scitamineen); die Stärkebildner selbst dagegen sind hier im allgemeinen verhältnismässig klein und hinfällig und nur unter Zuhilfenahme besonderer Präparationsmethoden sichtbar. Die Stärkekörner sind dabei oft einfach; werden indessen zwei oder ein paar Körner nahe bei einander am gleichen Stärkebildner angelegt, so können sie sich zu ganz oder halb zusammengesetzten Körnern vereinigen.

Nicht selten nehmen farblose Stärkebildner unter Einwirkung des Lichts grüne Farbe an, werden also zu Chlorophyllkörpern (z. B. in der Kartoffelknolle, in manchen geophilen Trieben und bestimmten Wurzeln); doch ist das keineswegs die Regel.

Die inneren Vorgänge bei Anlage und Wachstum der Stärkekörner sowie bei der Entstehung der Schichten sind Gegenstand lebhafter Kontroversen gewesen und auch jetzt noch nicht völlig aufgeklärt. Nägeli (1858) nahm an, dass die Stärkekörner besonders organisiert seien und dass Wachstum und Schichtung auf komplizierte Gestaltungsvorgänge im Inneren des Kornes zurückzuführen seien; hierbei sollten von aussen eingeführte gelöste Stoffe im Korne selbst in Stärkemoleküle umgewandelt werden. Neuere Forscher (Schimper, Strasburger, Mayer, Fischer) vertreten jedoch die weit einfachere Auffassung, dass die Stärkebildung als ein Ausscheidungsprozess analog gewissen Formen der Kristallisation ist und die Stärkekörner daher als Sphaerite anzusehen sind, deren Schichtungen vorzüglich mit periodischen Schwankungen in den Kristallisationsbedingungen wie Temperaturschwankungen, Wechsel in der Zuckerzufuhr u. dergl. zusammenhängen, unter welchen es auch teilweise zur Wiederauflösung kommen kann. Die vorliegende Darstellung schliesst sich im wesentlichen dieser Auffassung an. Vergl. im übrigen die Ausführungen über die Schichtung der Zellwände.

Kap. 20. Die Zellwand und ihre Entwickeluug.

120. Die Zellwand im allgemeinen. Die als Produkt eines Befruchtungsvorganges entstehenden Pflanzen treten ebenso wie die von einer Schwärmspore stammenden als nackte Zellen in das Leben ein. In den allermeisten Fällen kommt es jedoch sehr bald zur Bildung einer Zellwand (Zellmembran, Zellhaut). Die Zellwand wird vom Protoplasma angelegt; sie kann nur solange wachsen und sich ausbilden, als sie in Berührung mit dem Protoplasma bleibt. Wird dieses von der Wand, etwa durch wasserentziehende Mittel, getrennt, so hört das Wachstum der Zellwand auf; das Protoplasma bildet indessen in solchen Fällen oft eine ganz neue Membran, welche ebenfalls nur in engster Abhängigkeit vom Protoplasma imstande ist, sich weiter zu entwickeln. Sowohl Zellkern als Cytoplasma sind unerlässlich für die Membranbildung (vergl. S. 126 und Fig. 167).

Obwohl man die Zellwand nicht wie das Protoplasma als lebend auffassen kann, so ist ihre Bedeutung doch keineswegs zu unterschätzen; ermöglicht doch erst die Bildung der Zellwände den zelligen Aufbau der Pflanze und bedingt damit eine weitergehende Arbeitsteilung sowie die mechanische Festigung des ganzen Pflanzenkörpers. Die Zellen gestalten

sich je nach den Funktionen, die sie vorzugsweise auszuführen haben, sehr verschieden, und diese Unterschiede kommen nicht zum wenigsten in der Beschaffenheit der Zellwand zum Ausdruck und zwar hauptsächlich in Beziehung auf 1. die Grösse und Gestalt der Zelle, 2. die Dicke der Zellwand und 3. deren chemische Natur.

121. Die Grösse und Gestalt der Zelle wechselt innerhalb weiter Grenzen und steht in Abhängigkeit vom Wachstum der Zellwand im Umfang, dem Flächenwachstum; dieses erste Wachstum der jungen Zellwand wird abgeschlossen, sowie die Zellwand wesentlich an Dicke zunimmt. Selten ist das Flächenwachstum in allen Richtungen gleich lebhaft; die ältere Zelle nimmt daher sehr häufig eine ganz andere Gestalt an als die junge. Wächst eine Zellwand viel stärker in einer Richtung als in anderen, so entstehen sehr lange Zellen; sind mehrere Stellen im Wachstum bevorzugt, so resultieren daraus verzweigte Zellen. Sehr oft wachsen solche Zellen oder ihre Verzweigungen nur an der Spitze. Beispiele für verzweigte Zellen finden wir bei Bryopsis (Fig. 11, S. 9), Caulerpa (Fig. 9, S. 8) und anderen Siphoneen, bei vielen Hyphen (Fig. 10, S. 9), den Milchzellen von Euphorbia, den sternförmigen Zellen im Mark vieler Wasserpflanzen, bei den unregelmässig verzweigten Zellen im Schwammparenchym der Laubblätter usf.

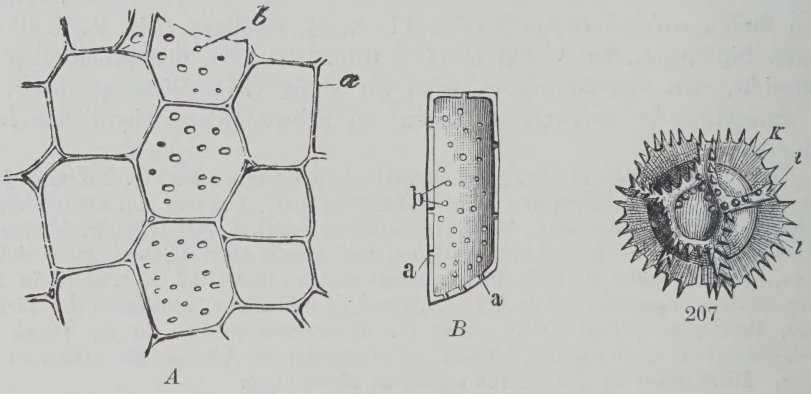
Die kurzen Zellen in sog. parenchymatischen Geweben (s. Fig. 206 und § 135) messen in sehr vielen Fällen im Querschnitt etwa 0,01—0,02 mm, im Hollundermark (Sambucus) etwa 0,2—0,3 mm. Bei Impatiensarten, z. B. I. glanduligera, können die Markzellen 1 mm im Querschnitt erreichen und damit dem blossen Auge sichtbar werden. Im folgenden sind die Längenmasse einiger Bast- und Holzfasern in Millimetern zusammengestellt: Linde 0,8—1,3, Hanf 10 und mehr, Bastfasern des Flachses 20—40, Brennessel (Urtica dioica) bis zu 77. Holzfasern messen in der Regel etwa 0,7—2, Baumwollhaare ca. 20—50 mm. Pollenschläuche können 80—110 mm lang werden. Milchzellen bei Euphorbia erreichen Meterlänge.

Das Flächenwachstum geht allem Anschein nach gewöhnlich in der Weise vor sich, dass sich neue Teilchen der Zellwandsubstanz zwischen die älteren einlagern und diese letzteren zur Seite drängen: Flächenwachstum durch Intussusception (von lat. intus innen und susceptio Aufnahme). Ein solches Wachstum heisst aktiv, womit man nur ausdrücken will, dass es auf einer in der Wand selbst wirkenden Tätigkeit beruht, welche aber selbstverständlich vom Protoplasma ausgeht und von diesem reguliert wird. Möglicherweise kann in einzelnen Fällen ein Flächenwachstum von selbst dadurch zustande kommen, dass die junge Zellwand durch Druck des Zellinhalts (Turgor) über die Elastizitätsgrenze hinaus gedehnt wird. Doch besitzt dieses rein passive Wachstum, durch welches die Wand selbst dünner und dünner werden muss, wenn man nicht annehmen will, dass gleichzeitig vom Protoplasma aus Schicht auf Schicht neuer Wandteile auf die älteren aufgelegt wird, kaum allgemeinere Bedeutung. Näheres über Wachstum im 7. Abschnitt.

122. Die Dicke der Zellwand. Erst wenn die Zellwand ungefähr ihren vollen Umfang erreicht hat, beobachtet man eine nennenswerte Zunahme ihrer Dicke. Dieses Dickenwachstum bringt eine Abnahme und Ab-

rundung des Zellraumes mit sich; in manchen Fällen kann sogar der Zellraum (das „Lumen" der Zelle) fast völlig verschwinden (z. B. in Festigungsgeweben, Fig. 209, 290). Die Zellwand nimmt fast nie allseitig gleichmässig zu. Bestimmte Teile der Wand behalten ihre ursprüngliche Stärke bei, andere werden dicker; damit entstehen also Erhöhungen und Vertiefungen (Skulptur) der Innenseite der Zellwand (centripetale Verdickung). Seltener und nur an freiliegenden Wandteilen, wie bei Pollenkörnern und Oberhautzellen, finden sich lokale Verdickungen der Aussenseite (centrifugale Verdickung), welche in Gestalt von Warzen, Stacheln, Kämmen oder Leisten und anderen Auswüchsen auftreten (Fig. 207).

Bleibt die Zellmembran im ganzen ziemlich dünn und sind die nicht verdickten Stellen nur klein, so entstehen punktförmige Vertiefungen in der Wand. Diese Vertiefungen nennen wir Tüpfel, und die Zellwand selbst heisst getüpfelt. Der unverdickte Teil der Wand, welche den Tüpfel



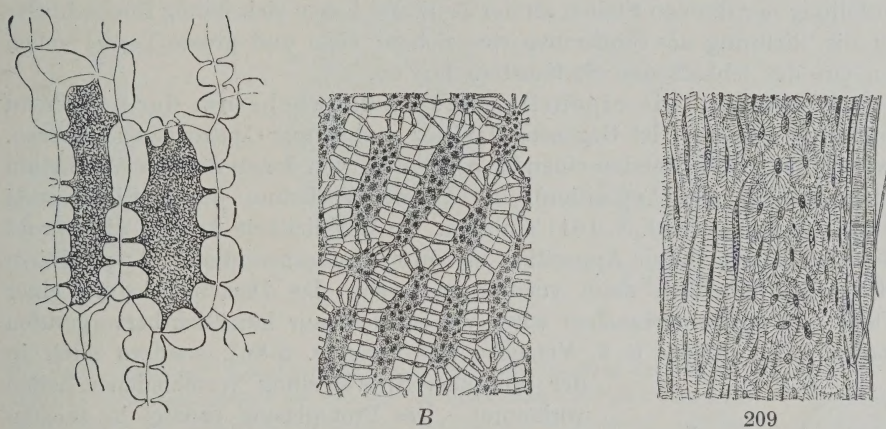
206

Fig. 206. *A* Parenchymatische Zellen aus einem Kohlstengel; die mittlere Zellreihe ist mit zahlreichen elliptischen Tüpfeln *(b)* versehen. *B* eine Parenchymzelle im Hollundermark, im Längsschnitt gesehen. Die Tüpfel erscheinen teils auf der Rückwand als runde Punkte *(b)*, teils in den durchschnittenen Seitenwänden als kurze Kanäle *(a—a)*. (Schleiden.) — Fig. 207. Ein Pollenkorn von *Cichorium Intybus* ($^{500}/_{1}$). Aus der ungefähr kugelrunden Oberfläche ragen stachlige, netzförmig verbundene Leisten hervor. (Prantl.)

nach der Nebenzelle zu abschliesst, heisst Schliesshaut; sie ist, wie in Kap. 22 näher besprochen wird, in vielen Fällen von feinsten Öffnungen oder Kanälen durchzogen, durch welche Cytoplasmastränge die Protoplasmakörper der Nachbarzellen miteinander verbinden. In der Regel sind die Tüpfel ungefähr kreisförmig wie in Fig. 206. Sie sind sehr verbreitet und kommen besonders bei kurzen (parenchymatischen) Zellen vor. Wird die Zellwand stark verdickt, während die dünngebliebenen Stellen ähnliche Umrisse haben wie in der getüpfelten Zelle, so kommen röhrenförmige Tüpfelkanäle in der Zellwand zustande (Fig. 208, 209, 212, 213); solche Kanäle treten in grosser Zahl in den stark verdickten, festen kurzen Steinzellen auf (Fig. 209). Die Tüpfelkanäle können verzweigt sein (Fig. 213). Bei den später

(s. Gewebslehre) näher zu besprechenden Hoftüpfeln ist die Schliesshaut in eigentümlicher Weise überdacht.

Eine Zellwand mit netzförmig verbundenen Verdickungsleisten, zwischen welchen unverdickte Stellen liegen, heisst netzförmig verdickt. Sind die unverdickten Partien der Zellwand in Beziehung zur Längsachse der Zelle stark in die Quere gezogen und liegen sie, alle ungefähr von gleicher Länge, in regelmässigen Reihen übereinander geordnet, so sprechen wir von treppenförmiger Verdickung. Die verdickten Stellen können auch die Gestalt von Ringen, welche den Zellraum umspannen, oder von fortlaufenden, schraubenförmigen Leisten oder Bändern annehmen; die Zellwand heisst dann ringförmig resp. schraubenförmig verdickt. Beispiele hierfür werden in der Gewebslehre unter den Gefässen wiederkehren.



A 208 *B* 209

Fig. 208. *A* Sameneiweisszellen einer Iridacee. (P. A. Heiberg.) *B* Schnitt durch das Sameneiweiss der Elfenbeinnuss, *Phytelephas*. (O. Drude.) — Fig. 209. Schnitt durch die Steinschale der Kokosnuss. Gewebe aus verschieden geformten Steinzellen und (nach rechts) Teilen eines Gefässbündels. (O. Drude.)

Die hier besprochenen Verdickungsformen sind mit anderen, seltener vorkommenden natürlich durch Zwischenformen verbunden. Ein und dieselbe Zelle kann an verschiedenen Stellen verschiedene Verdickungsarten aufweisen; ebenso können auch z. B. Hoftüpfel und schraubenförmige Verdickungen in der gleichen Zelle vereinigt sein, wie z. B. in den Tracheïden von Taxus. Ein Beispiel für ganz lokale, zapfenförmig ins Innere der Zelle vorspringende Verdickungen finden wir in den Rhizoiden von Marchantia. Hierher gehören auch die weiter unten behandelten Cystolithen (S. 170).

Die physiologische Bedeutung der besprochenen Ausgestaltung der Zellwand mag in folgendem zu suchen sein. Das Dickenwachstum der Wand steht in engem Zusammenhang mit zwei einander widerstreitenden Prinzipien. Einmal werden bestimmte Anforderungen an die Festigkeit der Wand gestellt und mit diesen muss die Dicke der Wand steigen; die Wände erreichen z. B. im Pflaumenkern, in der Kokosnuss und in vielen Bastfasern usw. eine bedeutende Stärke. Je dicker aber die Zellwand wird, um so mehr erschwert sie auch den Stoffaustausch von und nach dem Zellinneren. Soll

die Zelle nicht vollständig von ihrer Umgebung abgeschnitten werden, so müssen in der Wand dünne Stellen ausgespart bleiben. Bei zahlreichen Bast- und Holzfasern finden wir nur wenige und enge, meist ganz schmale spaltenförmige Tüpfel oder Tüpfelkanäle, welche einen Stoffaustausch in eng gezogenen Grenzen zulassen. Die Lebenstätigkeit solcher Zellen wird denn auch abgeschlossen, sobald der Ausbau der Zellwand zu Ende geführt ist und die Rolle der Zelle in der Pflanze wird zu einer rein mechanischen.

Die Tüpfel können ihre Aufgabe natürlich nur dann erfüllen, wenn die dünnen Stellen einer Zelle immer auf dünne Stellen in der Wand der Nachbarzelle treffen; tatsächlich finden wir diese Forderung in der Natur überall erfüllt. Besonders augenfällig wird diese Erscheinung, wenn die dünnen Stellen von geringer Ausdehnung sind wie in Zellen mit Tüpfelkanälen (Fig. 208). Aus der Verteilung der dünnen Stellen an der Zellwand lassen sich häufig Rückschlüsse auf die Richtung des Stofftransportes ziehen; viele und grosse Tüpfel geben den Ort des lebhaftesten Stoffaustausches an.

Die Frage, wie eigentlich das Dickenwachstum der Zellwand zustande kommt, ist Gegenstand vieler und langer Controversen gewesen. Zwei Auffassungen standen einander gegenüber, von denen die eine Wachstum durch Auflagerung (Apposition), die andere Wachstum durch Einlagerung (Intussusception, vergl. S. 161) annahm. In Wirklichkeit kennen wir sowohl Dickenwachstum durch Apposition als durch Intussusception. Apposition scheint hauptsächlich dann vorzuliegen, wenn das Dickenwachstum einer Wand zeitweilig unterbrochen wird, wie es nicht nur künstlich hervorgerufen werden kann (Klebs' u. a. Versuche mit Algen s. § 86), sondern auch in der normalen Entwickelung verschiedener Zellen vorkommt. Das Protoplasma erzeugt in solchen Fällen, z. B. bei bestimmten Algen (Fig. 210) und bei verschiedenen Bastfasern, eigentlich eine ganz neue Wand, welche sich mehr oder weniger eng an die alte anlegt (Fig. 210, 212), und dieser Prozess kann sich mehrmals wiederholen. Doch sind alle diese Appositionen im Grunde genommen Neubildungen, durch welche zweifellos die Wand als Ganzes zunimmt; wirkliches Wachstum der einfachen neuen Schicht dagegen geschieht, wenn überhaupt, durch Intussusception. Sicher erwiesen ist diese Art des Wachstums bei Gloeocapsa (Fig. 210), deren Zellwände eine sogar recht beträchtliche Zunahme in den nicht unmittelbar an das Protoplasma stossenden Schichten erfahren können. Wachstum durch Intussusception ist auch in hohem Masse wahrscheinlich für die centrifugalen Verdickungen vieler Pollenkörner.

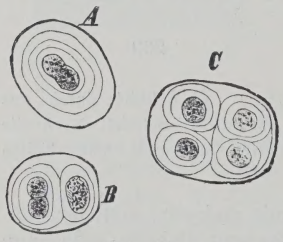
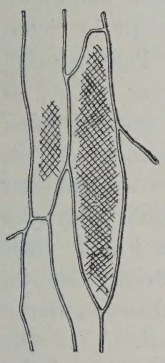


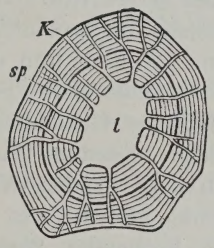
Fig. 210. Eine *Gloeocapsa*-Art auf verschiedenen Stufen der Entwickelung. (Schenck.)

123. Feinere Struktur der Zellwand. Dickere Wände sind nicht durch und durch gleichartig (homogen), sondern lassen eigentümliche Strukturen, Schichtung und Streifung, erkennen. Die Schichtung tritt besonders auf dem Querschnitt der Zelle in Gestalt concentrisch um den

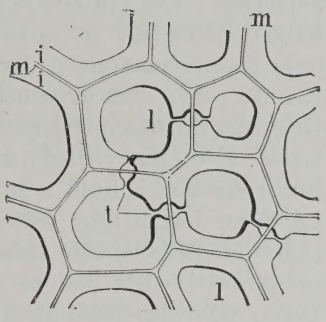
Zellraum geordneter, dunklerer und hellerer Ringe (Verdickungsschichten, Fig. 210, 212) hervor; sehr häufig ist die innerste, an den Zellraum grenzende Schicht der verdickten Wand durch grössere Dichte ausgezeichnet und wird dann als Innenschicht von den übrigen unterschieden. Die Streifung lässt sich besonders leicht in der Aufsicht der Zelle beobachten; sie erscheint meist in Form zweier sich kreuzender Systeme von dunklen Linien, welche in der Regel schräg zur Längsachse der Zelle stehen. Die Wand ist hier aus Lamellen zusammengesetzt, welche sich mit den Schichten kreuzen. Nicht selten zeigen die einzelnen Schichten einer Wand Streifung in verschiedenen Richtungen, so dass der feinere Bau der Wand noch komplizierter



211



212



213

Fig. 211. Zellen mit teilweise deutlich hervortretender Streifung der Wände. (Tschirch.) — Fig. 212. Sklerenchymzelle der Georgine im Querschnitt (800 mal vergrössert). Die Zellwand ist geschichtet und mit teilweise verzweigten Tüpfelkanälen *(k)* versehen. *l* Zelllumen; *sp* ein Sprung zwischen den Schichten der Wand. (Prantl.) — Fig. 213. Zellen aus der Rinde eines Farnkrautes *(Trichomanes speciosum)*. *m* Mittellamelle; *i—i* die zweite Schicht der Wand; *t* trichterförmig ausgebreitete Tüpfelkanäle (Hoftüpfel). (Prantl.)

wird. Diese feinere Struktur wird natürlich erst sichtbar durch verschiedene Lichtbrechung der Systeme von Schichten oder Lamellen, zu denen die kleinsten Bestandteile der Zellwand geordnet sind. Die Verschiedenheiten der Lichtbrechung können ihrerseits entweder auf Unterschieden in der chemischen Zusammensetzung — wie bei der weiter unten zu besprechenden sog. chemischen Schichtung — oder viel häufiger auf Unterschieden im Wassergehalt der einzelnen Schichten der Lamellen beruhen. Ähnlich wie beim Stärkekorn (§ 117) lässt also künstliches Austrocknen der Wände Schichtung und Streifung undeutlich werden oder ganz verschwinden.

Auch Kombinationen von chemischen Unterschieden und verschiedenem Wassergehalt kommen vor. — Wenn die Zellwand, wie im Holze der Coniferen, mit zahlreichen, sehr feinen schraubenförmigen Verdickungsleisten versehen ist, oder wenn sie, wie bei gewissen Algen usw., in einzelnen Schichten Faltungen zeigt, so erscheinen ebenfalls an der Wand Streifungen, welche mit der oben behandelten inneren Streifung nicht verwechselt werden dürfen.

124. Zur Chemie der Zellwand. Bis vor nicht langer Zeit nahm man an, dass die neu angelegte Zellwand aus reiner Cellulose bestehe.

Diese Anschauung ist nicht richtig; immer enthält die Zellwand gleichzeitig (mit den Gummiarten verwandte) Pektinstoffe, welche sogar ihre Hauptmasse ausmachen können. Zweifellos sind auch stickstoffhaltige Körper u. dergl. in der jungen Wand vertreten. Auch den stärksten Vergrösserungen gegenüber erscheint die Zellwand ursprünglich als eine sehr dünne, durch und durch gleichartige Membran, welche beiden im Gewebe angrenzenden Zellräumen gemeinsam ist (wie die Wand zwischen zwei Zimmern zu beiden gehört; siehe Fig. 161, S. 120; Fig. 206, S. 162 u. a.). Mit zunehmender Dicke wird eine mittlere Schicht deutlich (Fig. 213 *m*), welche mit anderen chemischen und physikalischen Eigenschaften ausgestattet ist als die später entstehenden, zu je einer der benachbarten Zellen gehörigen Schichten. Die mittlere Schicht heisst Mittellamelle und besteht in vielen Fällen, besonders in zarteren Geweben, im wesentlichen aus Pektinstoffen oder Kalkverbindungen der letzteren. Werden nun diese Körper gelöst, so trennen sich die einzelnen Zellen voneinander. Schon in ganz jungen Geweben, in deren Zellwänden noch keine Mittellamelle wahrzunehmen ist, lassen sich die Zellen durch Pektine lösende Chemikalien voneinander isolieren; eine chemische Schichtung in den Wänden macht sich also schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt geltend. In manchen Fällen lässt sich die Mittellamelle schon durch kochendes Wasser zerstören; das ist beispielsweise der Fall bei den sogenannten mehligen Kartoffelsorten, deren Zellen sich also beim Kochen voneinander lösen (Fig. 199 *B*, S. 155). Die mehlige Beschaffenheit vieler Birnen und anderer fleischiger Früchte findet ebenfalls ihren Grund darin, dass die Parenchymzellen durch Auflösen der Mittellamelle aus dem festen Verbande befreit werden. In anderen Fällen, zumal bei älteren Geweben, müssen energischere Lösungsmittel in Anwendung kommen (Kochen mit Alkalien oder Säuren). — Zur Isolierung der Zellen im Holze dient in der Mikrochemie besonders Kochen mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure; in der Papierfabrikation wird die Papiermasse durch Kochen mit Natronlauge unter hohem Druck bereitet. Die Anwendung dieser Methoden hat aber auch weitere eingreifende Veränderungen in der Zusammensetzung der Zellwand zur Folge.

Die Mittellamelle wurde früher als Intercellularsubstanz bezeichnet, besonders wenn es sich um Lamellen von bedeutender Dicke handelte, wie bei manchen Rot- und Braunalgen (Fig. 215 *m*) oder z. B. im Sameneiweiss der Johannisbrotfrucht. Der Name stammt von der älteren unrichtigen Anschauung, nach welcher die Zellen ursprünglich ganz getrennt sind.

Die vollkommen ausgebildete Zellwand besteht in bestimmten Fällen überwiegend aus Cellulose, deren häufigste Modifikationen bei Behandlung mit Jod und Schwefelsäure blau, mit Chlorzinkjod violett werden. Besonders schön färben sich die Haare der Baumwolle, deren Zellwände wie die mancher anderer Haare aus beinahe reiner Cellulose bestehen; ebenso viele Markzellen, die Bastfasern des Flachses und mancher anderer Pflanzen usw.

Bei der Elfenbeinnuss, dem Samen der Dattel und anderer Palmen und besonders bei vielen Samen von Monokotylen führen die Zellen des Sameneiweisses stark verdickte feste Wände (Fig. 208), deren Hauptmasse aus gummiartigen Körpern in Verbindung mit Cellulose besteht.

Diese (oft zu Unrecht als Reserve-Cellulose bezeichneten) Körper dienen als Reservestoffe; bei Eintritt der Keimung gehen sie in Lösung und werden zum Aufbau der jungen Pflanze verwendet. — Die Zellwände der Moose enthalten Cellulose in eigenartiger Verbindung mit Benzolderivaten, welche ihnen wahrscheinlich Widerstandsfähigkeit gegen Fäulnis verleihen. In den Wänden der Pilze findet sich nur in seltenen Fällen (Arten von Saprolegnia und Peronospora) Cellulose, viel häufiger dagegen das von den Gliedertieren her bekannte stickstoffhaltige Kohlenhydratderivat Chitin. Bei vielen Pilzen sind jedoch die Bestandteile der Zellwände noch unbekannt. Die Wände mehrerer Flechten färben sich mit Jod blau und enthalten der Stärke verwandte Körper (Lichenin, Flechten- oder Moosstärke). Ähnliches gilt für bestimmte Samen (Tropaeolum, einige Primulaceen u. a.).

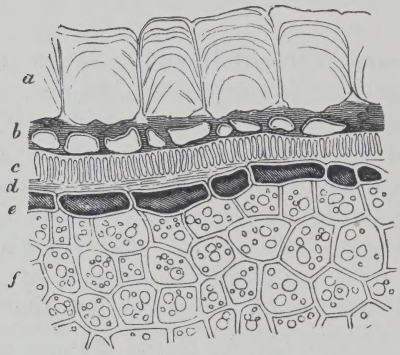
Unter den Modifikationen der Zellwand sind besonders charakteristisch die verholzten, verkorkten und verschleimenden Wände; zu diesen gesellen sich die verkieselten, verkalkten und die Farbstoff führenden Zellwände.

125. Verholzung, Verkorkung und Verschleimung. Zellen mit verholzten Wänden haben in der Regel die (mechanische) Aufgabe, der Pflanze oder ihren Teilen Festigkeit zu verleihen, das Skelett zu bilden. Verholzte Zellwände sind dementsprechend besonders häufig im Innern der Pflanze (im Holz, Bast, Steinzellen); gewöhnlich sind sie ziemlich stark verdickt, fest und hart, aber nicht sehr elastisch. Sie nehmen Wasser auf, ohne stark zu quellen. In der Hauptsache bestehen sie aus Holzstoff (Lignin), welcher indessen nicht als einfacher Körper anzusehen ist. — Als Bestandteile oder Spaltungsprodukte des Lignin sind zu nennen Cellulose, Gummiarten, welche sich zum Teil von Pentosen ableiten, sowie verschiedene aromatische Verbindungen („Hadromal", Vanillin und Coniferin). Lignin ist reicher an Kohlenstoff als die Kohlenhydrate. Die Farbenreaktionen zum Nachweise der Verholzung (Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure, Gelbfärbung mit schwefelsaurem Anilin) beruhen auf der Gegenwart teils der Pentosen, teils der aromatischen Gruppen. Im Holz der Bäume sind sowohl die Mittellamelle als die Innenschicht nicht verholzt; die Hauptmasse der Zellwand machen indessen die beiden verholzten Schichten zwischen der Mittellamelle und der Innenschicht aus.

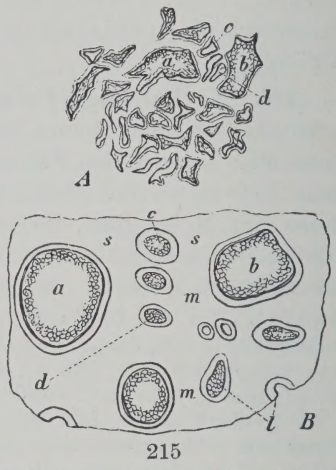
Verkorkte und cutinisierte Zellwände sollen ganz besonders freiliegende Pflanzenteile schützen; dementsprechend sind sie an der Oberfläche der Pflanze sehr verbreitet (Oberhaut, Kork, freie Zellen wie Sporen und Pollenkörner). Besonders widerstandsfähig gegen Einwirkungen von aussen her, sind sie elastisch (Flaschenkork) und sehr wenig durchlässig für Wasser, gelöste Stoffe und Wasserdampf, so dass sie also Verdampfung und Diffusion hemmen. Die verkorkte Zellwand scheint mit wachs- oder fettartigen Stoffen („Suberin") durchtränkt zu sein und ist in trockenem Zustande nur wenig hygroskopisch. Verhältnismässig lange widersteht sie der Einwirkung von Mineralsäuren, Fäulnis usw. — Die Zusammensetzung der verkorkten Wand ist strittig; wie es scheint, enthält sie keine Cellulose und ebensowenig Pektinstoffe. Das sogenannte Suberin, welches die Hauptmasse der Wand ausmacht, ist wohl kaum ein einfacher Körper. Die äusserste Schicht der Zellwände in der Oberhaut der Landpflanzen ist mehr oder weniger cutinisiert, d. h. mit ähnlichen Stoffen durchtränkt, wie sie für die verkorkte Membran charakteristisch sind. Cutinisierte Zellwände enthalten Cellulose; das so-

genannte Cutin, mit welchem die Wände durchsetzt sind, weicht in chemischer Beziehung vom Suberin ab.

Verschleimung. In nicht wenigen Fällen quellen Zellwände, auch solche, welche in trockenem Zustande hart und spröde sind, nach Befeuchtung so stark auf, dass sie zu einer schleimigen Masse oder weichen Gallerte werden. Solche Fälle sind im folgenden genannt: a. Die Aussen- und Seitenwände der Oberhautzellen einer Reihe von Samen (z. B. Flachs, Fig. 214, Quitte, Plantago Psyllium) erfahren eine so weitgehende Verdickung, dass das Lumen fast ganz verschwindet; werden sie befeuchtet, so quellen sie stark auf und zerfliessen zu Schleim, dessen Hauptaufgabe wohl in der Festheftung des keimenden Samens am Erdboden zu suchen ist.



214



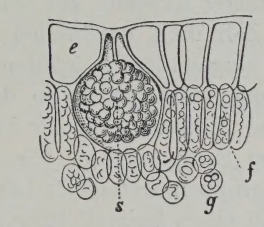
215

Fig. 214. Querschnitt durch die Peripherie eines Flachssamens. *f* die ölreichen Zellen des Sameneiweisses; *a*—*e* Samenschale: *a* ist die äusserste Zellschicht, deren Zellraum durch Verdickung der Zellwand verschwunden ist und deren verschleimende Zellwände in Wasser gequollen sind und deutliche Schichtung zeigen; *b* die zweitäusserste Schicht; *c* eine Lage palissadenartig gestellter Zellen, welchen die Schale vorzugsweise ihre Festigkeit verdankt; *e* eine Schicht Farbstoff führender Zellen. (Schleiden.) — Fig. 215. Querschnitt durch den Thallus des Blasentanges *(Fucus vesiculosus)*. *A* in trockenem Zustande; die Zellen sind ganz zusammengefallen, die Zellräume unregelmässig gefaltet. *B* in gequollenem Zustande (ein Teil des gleichen Schnittes wie bei *A*, die einander entsprechenden Zellen führen die gleichen Buchstaben); die verschleimende Mittellamelle *(m)* ist stark gequollen; unmittelbar um jeden Zellraum liegt eine stärker lichtbrechende, dichtere Innenschicht *l*. (E. W.)

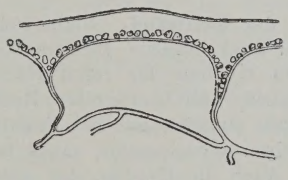
— b. Die mächtige Mittellamelle in den Zellwänden von Laminaria, Fucus vesiculosus (Blasentang), Chondrus crispus usw. verschleimt. Im trockenen Zustande eingeschrumpft, quillt sie in der Feuchtigkeit mächtig auf, ohne indessen zu zerfliessen (Fig. 215). — c. Gummi, welcher in grossen Mengen aus Stämmen und Zweigen hervorbricht, bildet eine Besonderheit bestimmter Acacien und Arten aus der Familie der Amygdalaceen sowie einiger weniger anderer Pflanzen. Traganthgummi entsteht durch Umbildung von Zellwänden im Mark und in den Markstrahlen orientalischer Astralagus-Arten; die Lumina der Zellen und ihr Inhalt an Stärkekörnern sowie die Schichtung der Wände sind in dem zur Regenzeit spontan ausfliessendem Gummi noch zu erkennen. Kirschgummi

stammt aus abnormen Mengen von Holzparenchym und ganz besonders aus Rindenzellen. Arabischer Gummi entsteht ebenfalls durch Umwandlung von Zellwänden in der Rinde von Acacienarten (besonders aus dem nördlichen Afrika). — d. Bei Wasserpflanzen und vielen niederen Pflanzen ist die Gallertbildung in der Zellwand eine ausserordentlich verbreitete Erscheinung. Viele Algen haben gleichmässig dicke, geschichtete gelatinöse Zellwände (Rivulariaceae, Nostocaceae, Gloeocystis, Gloeocapsa Fig. 210, u. a.). Diatomeen und viele Bakterien hüllen sich unter bestimmten Verhältnissen in dicke Schleimmassen, welche durch Quellung der Wände zustande kommen (Zoogloeabildung).

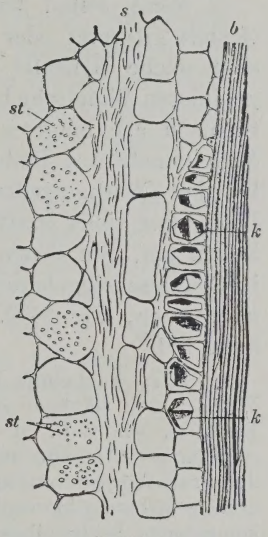
126. Verkieselung und Verkalkung. Von den mineralischen in die Zellwand eindringenden Körpern ist die Kieselsäure besonders verbreitet und wichtig. Die Einlagerung in die ganze Wand oder in eine Wandschicht geschieht wahrscheinlich in ganz gleichmässiger Verteilung, denn die Kieselteile sind im Mikroskope nicht unmittelbar nachzuweisen; verbrennt man aber die Wand mit der nötigen Vorsicht, so bleibt ein Skelett mit den erkennbaren Formen der Zellen und des ganzen Gewebes zurück. Ob der verkieselten Wand eine Rolle zur Versteifung oder zum Schutz der Pflanze zugeteilt ist, wissen wir nicht sicher; in den meisten Fällen wird die Kieselsäure als wertlos für die Pflanze ausgeschieden. Sehr verbreitet ist sie in Baumrinden, in Oberhautzellen und Haarbildungen, häufig bei Gräsern, z. B. bei den glasierten Trieben des Bambusrohres und des Schilfs, Reis-Spelzen, bei allen Schachtelhalmen, bei den Trieben der Rotangpalme, ferner in den Zellwänden der Diatomeen, die uns aus diesem Grunde so häufig fossil erhalten sind; als Beispiel für kieselsäurehaltige Haare sind zu nennen die zum Teil auch verkalkten Haare der Brennessel (Fig. 159, S. 111) sowie Haare des Hopfens und anderer Urticaceen und der Krapppflanze.



216



217



218

Fig. 216. Cystolith *(s)* von *Urtica biloba*, Querschnitt durch das Blatt. *e* Epidermis; *f* Palissadenparenchym; *g* Schwammparenchym. (A. Weiss.) — Fig. 217. Oberhautzellen von *Sempervivum calcareum* mit einer Schicht grösserer Kristalle im innersten Teil der Aussenwand. (Solms-Laubach.) — Fig. 218. Längsschnitt durch die Rinde der Süssholzwurzel *(Glycyrrhiza glabra)*. *st* Stärke führendes Bastparenchym; *s* kollabierte Siebröhren; *k* Kristallkammern; *b* Bastfasern. (Tschirch.)

Bei einer Reihe von Algen (Corallina) sind die Zellwände verkalkt, d. h. gleichmässig mit kohlensaurem Kalk imprägniert; durch verdünnte Säuren lässt sich der kohlensaure Kalk entfernen, ohne dass der Bau der Zellwand selbst dadurch eine Änderung erführe. Auch von Haaren bei Urtica (Fig. 159 *A*), von Pflanzen aus der Familie der Cruciferen (Capsella, Alyssum), der Compositen (Helianthus) und Borragineen (Lithospermum) ist ähnliches bekannt; bei dem letztgenannten Beispiel sind die Schalen der Nüsschen steinhart von eingelagertem kohlensauren Kalk und Kieselsäure. Die Cystolithen[1]) in den Oberhautzellen der Urticaceen, Acanthaceen usw. sind sehr merkwürdige lokale Verkalkungen; an einer bestimmten kleinen Stelle verdickt sich die Wand so stark, dass zuletzt ein grosser gestielter, keulen-, kugel- oder spindelförmiger, warziger Körper, in welchem kohlensaurer Kalk in bedeutender Menge eingelagert ist, in den Zellraum hineinragt und diesen oft fast ganz ausfüllt (Fig. 216).

Nicht selten tritt oxalsaurer Kalk im Innern der Zellwände in Gestalt grösserer oder kleinerer Kristalle auf (Fig 217). In manchen Fällen sind solche Kristalle im Zellinhalt entstanden und nachträglich von neugebildeten Wandschichten eingeschlossen worden (Blätter von Pandanus, bei Citrus u. a.); häufiger jedoch entstehen sie in der Wand selber, z. B. in der Mittellamelle bei Biota und Juniperus, ferner in den Zellwänden bei Taxus, bei den Oberhautzellen von Sempervivum (Fig. 217) u. a. In der nächsten Umgebung vieler Bastfasergruppen treten oft Längsreihen von vielen kleinen Zellen auf, von denen jede einen Kristall führt; der Kristall selbst ist ganz in Cellulose eingebettet, so dass das Zelllumen ganz verschwindet (Kristallkammern, Fig. 218). Über die Kristallzellen mancher Monokotylen siehe Seite 151.

127. Farbstoffe in der Zellwand. Nicht wenige Bakterien besitzen farbige Wände; weit häufiger aber sind intensiv gefärbte Zellwände bei vielen Pilzen und Flechten, wie z. B. in den Hyphen der roten Haut auf den Hüten des Fliegenschwammes (Amanita muscaria) und bestimmten Russula-Arten, ferner den Hyphen der Fruchtkörper von Nectria cinnabarina, bei Fruchtkörper und Mycelium des tief grün gefärbten Chlorosplenium aeruginosum, eines in faulem Holz sehr häufig vorkommenden Becherpilzes. Auch die Hyphen der schwarzvioletten Rinde des Mutterkorns (Claviceps purpurea) haben farbige Wände; die dicken Wände der Wintersporen des Rostpilzes sind dunkelbraun, während die Färbung der Sommersporen auf den Lipochromen des Zellinhalts beruht (S. 153). Manche im Hochgebirge lebende rote Moose führen den Farbstoff in den Zellwänden. Bei den höheren Pflanzen zeigen die Wände der lebenden Zelle ziemlich oft einen gelblichen Schimmer, doch sind sie nur selten lebhaft gefärbt (wie bei den violetten Wasserwurzeln von Eichhornia crassipes). Dagegen nehmen die Wände toter Zellen, z. B. im Kernholz der Bäume, in besonders vielen Fällen Farbstoffe in sich auf. Die Farbstoffe der auf S. 149 angeführten Farbhölzer entstehen wohl hauptsächlich in der Art, dass Stoffe aus dem ursprünglich farblosen Zellsaft nach dem Tode der Zelle in die Zellwände eindringen können und hier durch Oxydation und andere rein chemische Prozesse in Farbstoffe übergeführt werden. Diese Vorgänge dürfen wir auch für die Bäume mit dunklem Kernholz, Eiche, Wallnuss, Ulme, Goldregen usw. annehmen; hier sind es vorzugsweise die Gerbstoffe, deren Oxydation den dunklen Farbstoff entstehen lässt. Das Nachdunkeln

[1]) κύστις Blase, λίθος Stein.

der Eichen- und Mahagonimöbel mit zunehmendem Alter beruht auf fortgesetzten langsamen Oxydationsprozessen. Beim Ebenholz (Diospyrus ebenum) und einigen anderen Hölzern sind die Zellen des dunklen Kernholzes mit einer dunkeln Masse erfüllt; hier unterliegen nämlich die inneren Schichten der Zellwände, bevor die Färbung eintritt, einer gummiartigen Umwandlung.

Kap. 21. Quellung, Turgor und Plasmolyse.

128. Quellung. Lebende Pflanzenteile enthalten immer Wasser. Nicht bloss Zellsaft und Protoplasma sind wasserreich; auch die Zellwände sind mit Wasser durchtränkt, mit einer je nach der Beschaffenheit der Wand und den äusseren Bedingungen wechselnden Wassermenge imbibiert (lat. imbibere, einsaugen). Lufttrockene Pflanzenteile, z. B. trockenes Holz oder Samen, nehmen Wasser auf und vergrössern gleichzeitig ihr Volumen. Diese durch Imbibition bedingte Volumenzunahme heisst Quellung; sie dauert fort, bis eine bestimmte, begrenzte Wassermenge aufgenommen ist. Dadurch scheidet sich die Quellung von den gewöhnlichen Lösungsprozessen, bei denen der feste Körper gleichmässig in einer unbegrenzten Wassermenge verteilt werden kann. Beim Austrocknen schrumpfen die gequollenen Körper wieder ein.

Die bei der Quellung aufgenommene Wassermenge schwankt innerhalb weiter Grenzen; während beispielsweise verkorkte Wände sich nur in geringem Masse imbibieren können, enthalten die verschleimten Wände bestimmter Algen (Nostocaceen) im Zustande der Quellung etwa 200 Teile Wasser auf ein Teil Trockensubstanz. Trockenes Holz kann bei Quellung der Wände ungefähr sein halbes Gewicht an Wasser aufnehmen; eingetrocknetes Protoplasma dagegen kann oft 8—10 mal sein eigenes Gewicht an Wasser imbibieren. Bei der Wasseraufnahme durch trockene Samen handelt es sich nicht bloss um Quellung; auch die verschiedenen löslichen Inhaltsstoffe der Zelle (Zucker, Salze) ziehen durch Diffusion Wasser an.

Trockene Pflanzenteile nehmen Wasser mit grosser Kraft auf und halten das aufgenommene Wasser mit grosser Zähigkeit fest; die Quellung kann sehr bedeutenden Druck überwinden. So wird die Quellung vollkommen ausgetrockneter Stärkekörner mit einer Kraft eingeleitet, welche einem Druck von etwa 2500 Atmosphären entspricht (Rodewald). Je mehr Wasser aufgenommen wird, desto schwächer wird der Quellungsdruck, oder mit anderen Worten, mit desto geringerer Zähigkeit wird das aufgenommene Wasser festgehalten. Vollständig gequollene Laminaria-Gewebe (Fig. 215 *B*) geben denn auch Wasser schon bei ganz schwachem Druck ab; enthält das Gewebe jedoch bloss die Hälfte der vollen Wassermenge, so sind 200 Atmosphären Druck erforderlich, um Wasser auszupressen (Reinke). Der Quellungsdruck lässt sich schön in folgender Weise demonstrieren: Man giesst (nicht zu wenig) trockene Erbsen in kleine Gipsblöcke ein; im Laufe des Tages werden diese letzteren dadurch gesprengt, dass die Erbsen aus dem feuchten Gips Wasser aufnehmen und zu quellen

anfangen. Dass Schädel gesprengt werden können, wenn man sie mit Erbsen füllt und in Wasser versenkt, ist bekannt. Auch das Ziehen des Holzes in der Feuchtigkeit und das Reissen beim Austrocknen beruhen auf Quellung, beziehungsweise auf Schrumpfen; hier ist es übrigens von Bedeutung, dass die Quellung in bestimmten Richtungen lebhafter vor sich geht als in anderen. Beim Aufspringen der Kapselfrüchte ziehen sich die Wände beim Austrocknen zusammen und reissen an anatomisch bestimmten Stellen auf. Von verschiedenen Bewegungen an ausgewachsenen Pflanzenteilen, welche durch ungleichmässige Quellung hervorgerufen werden, soll später die Rede sein.

Die Quellung ist ein rein physikalischer Prozess, welcher sowohl an toten wie an lebenden Pflanzen sich abspielen kann. In reinem Wasser quillt ein bestimmter Pflanzenteil bis zu einem gewissen, von äusseren Verhältnissen ziemlich unabhängigen Grade, so lange diese letzteren nicht verändernd in die Beschaffenheit des Pflanzenteils selbst eingreifen. Dagegen kann der Quellungsvorgang ganz wesentlich durch Wärme beschleunigt werden. Über Hartschaligkeit siehe unter Keimung.

In einigermassen starken Lösungen von Salzen oder anderen wasseranziehenden Stoffen erreicht die Quellung gewöhnlich keinen so hohen Grad wie in reinem Wasser; dagegen können anorganische Säuren und Alkalien (die letzteren auch in starker Verdünnung) durch die zerstörende Wirkung, welche sie auf die Gewebebestandteile ausüben, abnorm starke Quellung hervorrufen.

129. Micellarstruktur. Die Fähigkeit der organischen Körper, unter Quellung Wasser (und damit in diesem etwa gelöste Stoffe) aufzunehmen, bildet eine Voraussetzung für den Stoffwechsel der Zelle, für viele Wachstumserscheinungen usw., so dass die Quellung zu einem wichtigen Gegenstand in der Betrachtung des feineren Baues organisierter Körper wird. Nägeli hat (1858) die sogenannte Micellarhypothese aufgestellt, nach welcher alle organisierten (und wir dürfen heute hinzufügen: alle quellungsfähigen) Körper aus ausserordentlich kleinen, mikroskopisch nicht nachweisbaren, mosaikartig angeordneten Teilchen, den sog. Micellen (von lat. mica, Krümchen) bestehen. In trockenen Körpern können die Micellen so dicht aneinander liegen, dass sie ohne trennende Luftschichten sich gegenseitig unmittelbar berühren; solche Körper erscheinen dann hornartig durchsichtig. Bei Zutritt von Wasser werden die Micellen auseinander gezwängt, da einstweilen zwischen ihnen und dem Wasser grössere Anziehung besteht als zwischen den Micellen untereinander. Es umgibt sich also jede Micelle mit einer Wasser- oder Flüssigkeitsschicht. Da indessen die Anziehung der Micellen zum Wasser mit dem Abstand verhältnismässig schneller abnimmt als ihre gegenseitige Anziehung, so nimmt auch die Quellung immer geringeren Fortgang, bis endlich die Wasserschichten um die Micellen eine gewisse Stärke erreicht haben und die Anziehungen der Micellen zueinander und zum Wasser ins Gleichgewicht treten: die Quellung hat also bestimmte Grenzen.

Wird eine Micelle in kleinere Stücke geteilt, so behält doch jedes von diesen die Eigenschaften der Micelle; sie sind also als neue Micellen anzusehen, ähnlich wie Kristallfragmente selbst Kristallnatur besitzen. Ferner nimmt man für die Micellen Wachstum an, ebenso wie für Kristalle. Im übrigen denkt man sich die Micellen,

wie alle Körper, aus mehr oder minder compliciert gruppierten Molekülen aufgebaut. Aus dem eben Besprochenen ergibt sich von selbst, dass jede Teilung grösserer Micellen in kleinere eine Erhöhung der Wasseraufnahme mit sich bringen muss; die Gesamtoberfläche der Micellen wird ja durch die Teilung vermehrt, und die Wandschichten, welche jede Micelle umgeben, werden verhältnismässig gross. Umgekehrt muss der Wassergehalt beim Anwachsen der einzelnen Micellen im Verhältnis abnehmen. Man denkt sich z. B. kleine Micellen in den wasserreichsten Schichten von Stärkekörnern oder Zellwänden, grosse Micellen dagegen in den dichteren Schichten. Mit dieser Micellarhypothese war eng Nägelis Lehre verknüpft, nach welcher das Wachstum der Zellwände und Stärkekörner ausschliesslich durch Intussusception geschehen sollte; dass sich diese Lehre nicht hat halten lassen, ist oben ausgeführt worden.

130. Diffusion und Osmose. Unter Osmose verstehen wir die Druckwirkungen, welche die Diffusionserscheinungen zwischen verschiedenen, durch Membranen getrennten Flüssigkeiten begleiten. Vielfach wird indessen der Ausdruck Osmose auch für diese Diffusionserscheinungen selbst gebraucht. Für die Pflanzen kommen nur wässrige Flüssigkeiten in Betracht, und wir dürfen hier von vornherein annehmen, dass die in Frage kommenden, stets imbibierten Membranen für Wasser durchlässig sind. Denken wir uns zwei durch eine Membran (Fig. 219 *h*) getrennte Flüssigkeiten, von denen die eine reines Wasser (Fig. 219 *a*), die andere eine Lösung irgend eines Körpers sein soll, so wird die Membran für diesen letzteren entweder durchlässig (permeabel) oder undurchlässig (impermeabel) sein. Daraus ergeben sich uns vier Fälle: 1. Ist die Membran für den betreffenden Körper durchlässig, so wird der Körper aus *b* solange nach *a* übertreten, bis auf beiden Seiten der Membran gleich starke Lösungen des Körpers stehen. 2. Wird der Körper beim Übertritt unlöslich, etwa dadurch, dass er in *a* sofort ausgefällt wird, so kann die Flüssigkeit in *a* nie den gleichen Grad der Concentration erreichen wie in *b*; es werden also immer neue Mengen des Körpers von *b* nach *a* dringen, bis endlich die Gesamtmenge des Körpers in unlöslicher Form in *a* aufgehäuft ist. 3. Kann der Körper die Membran nicht passieren, so wird Wasser von *a* zur Lösung hinüberwandern, wo also die Flüssigkeitsmenge steigt *(b')*. Diese Volumvergrösserung durch Wasseraufnahme erfolgt mit einer Kraft, welche wie bei der Quellung ganz bedeutende Widerstände zu überwinden vermag, und die wir den osmotischen Druck nennen. In dem skizzierten Apparat steigt die Flüssigkeit in *b'* so lange, bis der Druck, welchen die Flüssigkeitssäule *m—n* auf die Membran ausübt, dem osmotischen Druck der inzwischen durch Wasser von *a'* verdünnten Flüssigkeit entspricht. 4. Gibt man nun zu *a'* eine starke Lösung des gleichen Körpers wie in *b'* oder eines anderen, die Membran nicht passierenden Stoffes, so beginnt sofort Wasser von *b'* nach *a'* zu strömen, und zwar so lange, bis auf beiden Seiten der Membran Lösungen von gleichem osmotischen Druck (isotonische Lösungen) stehen oder, was damit gleichbedeutend ist, bis die Lösungen zu beiden Seiten der Membran in gleichem Masse Wasser anziehen.

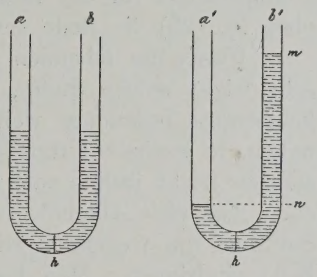


Fig. 219. Schema zu § 130. (W. J.)

Was hier für zwei durch eine Membran voneinander getrennte Flüssigkeiten ausgeführt wurde, gilt natürlich auch für eine beliebige Anzahl von getrennten Flüssigkeiten mit dazwischen liegenden Membranen.

131. Die Zelle als osmotischer Apparat. In der lebenden Zelle finden sich zumeist mehrere geschlossene, concentrisch liegende Membranen: die Zellwand und die beiden Hautschichten des Cytoplasma; zu diesem treten noch die Hautschichten der Chromatophoren und des

Zellkernes usw., welche wir indessen hier beiseite lassen. Nackte Zellen haben keine Zellwand; Zellen ohne Zellsaft fehlt die innere Cytoplasmahautschicht. Niemals aber fehlt die äussere Hautschicht (S. 120). Die Zellwände, denen beim Stofftransport eine wesentliche Rolle zukommt, lassen die meisten wirklich gelösten Stoffe leicht passieren. Die Hautschichten des Cytoplasma sind wohl leicht permeabel für Wasser, lassen aber nur eine begrenzte Anzahl von Stoffen durch, wenigstens solange es sich um lebendes Plasma handelt. Die Durchlässigkeit der Hautschichten kann indessen, wie es scheint, je nach den Bedürfnissen der Zelle recht veränderlich sein, und zwar hängt es von der äusseren Hautschicht ab, wie weit ein bestimmter Stoff von aussen in das Protoplasma hinein diffundieren oder aus der Zelle nach aussen gelangen kann. Die innere Hautschicht bestimmt ganz entsprechend die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Zellsaft. Die Hautschichten besitzen also die grösste Bedeutung für die ganze Diffusionstätigkeit der Zelle. Von den durch Protoplasmaströmung hervorgerufenen Umlagerungen in der Zelle, welche die Diffusion begünstigen, ist bereits oben (S. 123) die Rede gewesen.

Durch die lebenden Hautschichten diffundieren in beiden Richtungen sehr leicht solche Stoffe, welche neben ihrer Löslichkeit in Wasser, die keineswegs besonders weitgehend zu sein braucht, auch die Eigenschaft haben, in gewissen fettartigen, zu den Cholesterinen (S. 153) gehörenden Substanzen leicht löslich oder mit diesen mischbar zu sein. Daraus erklärt sich eben, dass viele Alkohole und Ätherarten, Chloroform und dergl. sowie z. B. Sublimat (im Gegensatz zu den meisten anorganischen Salzen) leicht in die Zelle eindringen. Man hat daraus den Schluss gezogen, dass die Hautschichten mit cholesterinartigen Stoffen imprägniert sind, deren Gegenwart in erster Linie dafür bestimmend ist, inwieweit die verschiedenen Stoffe durch jene diffundieren können (Overton). Vermutlich sind nicht nur die Hautschichten, sondern auch das ganze Protoplasma mit einer geringen Menge der genannten Stoffe imprägniert. Die Hautschichten können jedenfalls das Protoplasma nicht gegen das Eindringen von Körpern, wie den oben angeführten, schützen, von denen die meisten ausgesprochen giftige oder betäubende Wirkung besitzen. — Mit dem Augenblick des Absterbens der Hautschichten verändern sich die Verhältnisse vollständig, denn nun werden jene für alle gelösten Stoffe durchlässig. Der Tod der Zelle bewirkt daher im Innern der Zelle eine Mischung der verschiedensten Stoffe aus dem Protoplasma und dem Zellsaft; abgestorbene Zellen weichen also in chemischer wie physikalischer Beziehung vollständig von lebenden ab.

Eine Reihe von freien Säuren und Alkalien, z. B. Salzsäure, Schwefelsäure, Essigsäure, Ammoniak, können in sehr starker Verdünnung (z. B. 1 : 10000), ohne die Zelle zu schädigen, durch das lebende Cytoplasma hindurch bis in den Zellsaft gelangen. Führt die betreffende Zelle gefärbten Zellsaft, so ändert sich dann in vielen Fällen die Farbe; durch diese Erscheinung lässt sich eben das Eindringen des betreffenden Stoffes nachweisen. In verdünnter Ammoniaklösung wird z. B. der Zellsaft in den Zellen der Kronblätter des Lungenkrautes (Pulmonaria) blau, in Salzsäure dagegen rot. Bringt man solche in der Farbe veränderte Kronblätter in reichliche Mengen

von reinem Wasser, so diffundiert gewöhnlich der grösste Teil des Ammoniaks oder der Salzsäure aus der Zelle heraus und der Zellsaft nimmt seine ursprüngliche Farbe wieder an. Gelöste Gase diffundieren zumeist mit Leichtigkeit in die Zelle hinein wie aus der Zelle heraus.

Viele Stoffe, wie Salpeter, Kochsalz und manche andere Salze, darunter natürlich auch die eigentlichen Nährsalze, ferner Traubenzucker samt anderen Zuckerarten usw. können in verdünnten wässerigen Lösungen durch die Hautschichten des Cytoplasma eindringen und lassen sich dann im Plasma oder im Zellsaft nachweisen. Sind diese Stoffe aber erst einmal in das Innere der Zelle gelangt, so können sie nicht ohne weiteres wieder nach aussen diffundieren. In den Fällen, wo der aufgenommene Körper in der Zelle nachweisbar derart umgebildet wird, dass er die Hautschichten nicht mehr passieren kann, ist ja eine fortgesetzte Aufnahme und Aufhäufung des betreffenden Körpers leicht zu verstehen. Bringt man Pflanzenteile (Fadenalgen, Blätter, Keimpflanzen u. dergl.) etwa in eine schwache Glycerinlösung, so würden, da die Hautschichten für Glycerin permeabel sind, in kurzer Zeit die Glycerinconcentrationen im Inneren und ausserhalb der Zellen einander gleich stehen; nun verwenden aber die Pflanzenteile das aufgenommene Glycerin zur Bildung anderer, die Hautschichten nicht passierender Körper, z. B. Stärke, so dass fortwährend neue Glycerinmengen in die Zelle nachzudringen vermögen. Kurz gesagt, es wird beständig Glycerin in die Zellen aufgenommen und hier in Gestalt von Stärke angehäuft. Ganz ähnlich geht es mit anderen, in den Stoffwechsel einbezogenen Stoffen: wenn die aus dem umgebenden Wasser in eine Zelle aufgenommenen Körper zur Ernährung verwendet werden, so kann eben dieser Verbrauch die Veranlassung dazu geben, dass immer neue Mengen des Körpers in das Innere der Zelle diffundieren (vergl. § 130, Fall 2).

Wesentlich schwieriger ist es zu erklären, wie von aussen aufgenommene Stoffe im Inneren der Zelle aufgespeichert werden können, ohne dass sie hier einer nachweisbaren Veränderung unterliegen, so dass sie im Zellsaft in stärkerer Concentration vertreten sind als in der Flüssigkeit, aus welcher sie stammen. Salpetersaure Salze finden sich beispielsweise im Zellsaft vieler Pflanzen in wesentlich höherer Concentration als im Bodenwasser, aus welchem sie aufgenommen wurden. Solche Fälle widerstreben anscheinend den osmotischen Gesetzen. In einigen Fällen mag es sich wohl noch herausstellen, dass die betreffenden gelösten Stoffe eben doch im Inneren der Zelle einer Veränderung unterlagen, welche die Diffusion in umgekehrter Richtung unmöglich machte und dadurch eine Aufhäufung im oben besprochenen Sinne bedingte. — Diese Vorstellung wird durch Pfeffers Untersuchungen über die Anhäufung gewisser Anilinfarben in der Zelle gestützt. Legt man Pflanzenzellen, z. B. Spirogyra, Lemna-Arten und andere schwimmende Pflanzen in oder auf eine stark verdünnte, nur schwach blau gefärbte wässrige Lösung von Methylenblau, so wird der Zellsaft in kurzer Zeit dunkelblau; er speichert also den Farbstoff. In bestimmten Fällen wird ein Teil der Farbstoffe im Zellsaft ausgefällt, in anderen dagegen nicht, aber auch dann beruht die Aufhäufung auf einer Bindung des aufgenommenen Farbstoffs zu einer höher zusammengesetzten Verbindung, welche zwar in Lösung bleibt, die Hautschichten aber nicht passieren kann.

Viele Beobachtungen aber, namentlich aus dem Gebiete der Tierphysiologie, werden uns nur verständlich, wenn wir annehmen, dass die lebenden Hautschichten (oder von den lebenden Schichten der Zelle gebildete Membranen) für einen gegebenen Stoff in einer Richtung durchlässig, in entgegengesetzter Richtung aber undurchlässig sein können. Wir hätten es also hier mit einer Lebenstätigkeit zu tun, welche der Osmose entgegenwirkt und sie überwindet. Beispiele hierfür sind die Schwimmblasen der Fische, aus deren sauerstoffreichem Gasinhalt der Sauerstoff nicht nach aussen gelangen kann (Bohr) und die Luftblasen der Fucaceen, deren Sauerstoffgehalt im Verlaufe der Kohlensäureassimilation bis auf etwa 40 % steigen kann und dann nicht etwa durch Diffusion nach aussen abnimmt, sondern langsam durch Atmung verbraucht wird (Wille, Lovén). Für manche Wassertiere ist es sogar wahrscheinlich, dass auch Wasser nur in einer Richtung nach aussen oder nach innen durch die Oberhaut diffundieren kann (Overton). Im ganzen genommen ist wohl die Bedeutung der reinen Diffusionsvorgänge für die Stoffaufnahme und -abgabe kaum so gross, wie man früher angenommen hat. Näheres über diese Fragen in den physiologischen Abschnitten.

Zwischen den verschiedenen Teilen der Zelle selbst spielen sich insofern Diffusionsprozesse ab, als Protoplasma und Zellsaft durch die innere Hautschicht des Cytoplasma hindurch gelöste Stoffe und Wasser austauschen können. Sogar feste Körper von geringer Grösse können zwischen Protoplasma und Zellsaft ausgewechselt werden; die Aufnahme solcher kleiner Körper von aussen her in Zellen mit Zellwänden ist natürlich ausgeschlossen. Aus diesen Wechselbeziehungen zwischen Zellsaft und Protoplasma ergibt sich, dass ein im Zellsaft ausgeschiedener Stoff nicht unbedingt an Ort und Stelle entstanden sein muss, sondern ebensogut aus dem Protoplasma stammen kann, und umgekehrt.

132. Turgor. Die meisten der im Zellsaft normalerweise vorkommenden Stoffe treten, wenn man die Zellen in Wasser bringt, nicht in dieses aus, da die Hautschichten für diese Stoffe impermeabel sind. Schneidet man rote Rüben in Stücke, spült gut ab, um den Saft der beschädigten Zellen zu beseitigen, und legt endlich die Stücke in Wasser, so bleibt dieses farblos; ebensowenig gelangt der in den Zellen aufgespeicherte Zucker in das Wasser, so lange die Zellen am Leben und gesund sind. Ganz dasselbe lässt sich bei den verschiedensten anderen Pflanzenteilen beobachten. Der Inhalt der Zelle an gelösten Stoffen wird also, wenn Wasser in genügender Menge zur Verfügung steht, ein andauerndes Eindringen von Wasser in die Zelle bewirken; der Zellsaft nimmt daher stetig zu (vergl. § 130 Fall 3), so dass das Cytoplasma mit steigender Energie gegen die Zellwand gedrückt wird. Der ganze Zellinhalt übt einen osmotischen Druck auf die Zellwand aus, welche mit einer oft sehr bedeutenden Kraft ausgedehnt wird. Dieser Druck des Zellinhaltes auf die Wand heisst Turgor der Zelle („Saftspannung") und ist in mehrfachen Beziehungen von grosser Bedeutung. Krautige und junge im Wachstum begriffene Pflanzenteile werden ganz

wesentlich durch den Turgor (vergl. S. 101) versteift; ebenso ist der Turgor ein wichtiges Hilfsmittel beim Vorwärtsdringen wachsender Pflanzenteile im Boden. Auch viele Bewegungen beruhen auf Turgorschwankungen in den beweglichen Gelenken usw.

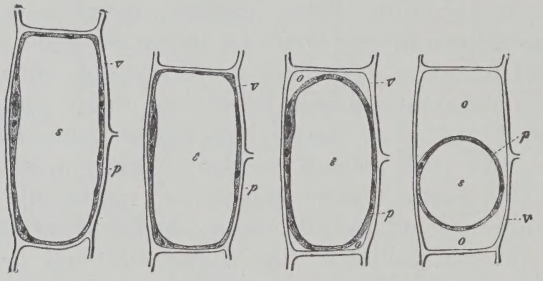
Unter den Stoffen im Zellsaft, welche für das Zustandekommen des Turgor besonders wichtig sind, stehen obenan die löslichen Salze der Pflanzensäuren (Apfelsäure und Oxalsäure) sowie die freien Säuren selbst. In Zellen ohne Zellsaft, wie sie etwa die Vegetationspunkte aufbauen, können natürlich die im Plasma verteilten löslichen Stoffe den Turgor hervorrufen; indessen mag hier wohl auch der Quellungsdruck des Protoplasma sein Teil zu dem auf der Wand lastenden Druck beitragen. Der Turgor kann in solchen Zellen ebenso gross, ja noch grösser sein als in Zellen mit Zellsaft (Pfeffer).

Der Turgor ist nur in lebenden Zellen möglich, da er ja auf der Impermeabilität der Hautschichten für die Stoffe im Innern der Zelle beruht. Diese Impermeabilität hört mit dem Augenblick des Todes auf. So erklärt es sich, dass Pflanzenteile mit dünnwandigen Zellen, bei denen also nicht etwa ein System kräftiger Wände dem Ganzen die äussere Form dauernd erhält, beim Absterben welk und schlaff werden. Bringt man einen Tulpenstengel in Wasser und erwärmt dieses langsam, so werden die Zellen absterben, sobald die Temperatur auf ca. 50° steigt: die Hautschichten der Zelle werden permeabel für den Zellinhalt, der Turgor hört auf und der Stengel welkt. Der Unterschied zwischen totem und lebendem Protoplasma mit Rücksicht auf die Durchlässigkeit lässt sich vorzüglich veranschaulichen, wenn man gut abgespülte Stücke von roten Rüben in der eben beschriebenen Weise behandelt. Solange die Zellen am Leben sind, gelangt von dem Inhalt der Zellen nichts nach aussen; sterben aber die Zellen (bei ca. 50°) ab, so treten alsbald sowohl der rote Farbstoff als auch Zucker usw. in das Wasser über. Setzt man irgend eine Sukkulente (Echeveria, Rochea u. dergl.) Chloroformdämpfen aus, so treten in kurzer Zeit aus den absterbenden Pflanzen grosse, klare, gelbliche Tropfen von Zellsaft hervor und die Gewebe werden schlaff.

Im folgenden geben wir einige aus verschiedenen Quellen stammende Werte für die Grösse des Turgors; die Zahlen geben den jeweiligen Druck in Atmosphären an. Hautgewebe von Peperomiablättern 3—4, Hyphen von Phycomyces 7—8, junge Früchte von Sorbus 9, bewegliche Gelenke des Bohnenblattes 7—12, Mark wachsender Helianthussprosse 13, Cambiumzellen verschiedener Holzpflanzen 13—16. Der Turgor wird bedeutend gesteigert, wenn man das Wachstum des betreffenden Pflanzenteils, etwa durch Eingiessen in Gips, hintanhält. In den Gelenken der Blattscheide des Weizen hat man auf diese Weise einen Druck von ca. 28 Atmosphären erreichen können.

133. Plasmolyse. Behandelt man turgescente Zellen (Fig. 220, 1) mit einer 5—10prozentigen Lösung von Kochsalz oder Salpeter (oder mit einer anderen unschädlichen Lösung von entsprechender osmotischer Wirksamkeit), so tritt aus der Zelle Wasser in die erwähnte Lösung über; die Salzlösung wirkt stark wasserentziehend, während umgekehrt nur ganz geringe Mengen von Salz durch die Cytoplasmahautschichten hindurch ins Innere der Zelle gelangen. Der Wasseraustritt aus der Zelle hält an, bis der Zellsaft

so concentriert geworden ist, dass er mit der Salzlösung isotonisch ist, d. h. mit dieser im osmotischen Gleichgewicht steht (vergl. § 130, Fall 4). Mit der Wasserabgabe geht eine Volumverminderung des Zellsaftes parallel, und damit nimmt selbstverständlich auch der Druck des Zellinhaltes auf die Zellwand ab; der Turgor schwindet oder wird ganz aufgehoben und die Wand zieht sich elastisch zusammen. Bei jungen, dünnen Zellwänden wird das natürlich in höherem Masse der Fall sein als bei dicken, die ja auch durch den Turgor nicht so stark gedehnt werden (Fig. 220, 2). Ist die Salzlösung genügend concentriert, so löst sich das Cytoplasma von der Zellwand los, welche sich nur in verhältnismässig geringerem Grade zusammenzieht, und entfernt sich von der Wand in Gestalt einer runden, den Zellsaft einschliessenden Blase (Fig. 220, 3, 4). Gleichzeitig dringt die



220

221

Fig. 220. *1* eine junge turgescente Zelle; *v* Zellwand; *p* Cytoplasma mit Zellkern und Chlorophyllkörpern; *s* Zellsaft. *2* die gleiche Zelle in einer 4 prozentigen Salpeterlösung liegend: der Turgor ist gerade aufgehoben, und die in *1* ausgedehnte Zellwand hat sich merklich zusammengezogen. *3* die gleiche Zelle in einer 6 prozentigen Salpeterlösung: das Plasma hat sich von der Wand abgelöst, und zwischen Zellwand und Cytoplasma ist Salpeterlösung eingedrungen *(o)*. *4* die gleiche Zelle in einer 10 prozentigen Salpeterlösung: das abgelöste Plasma erscheint in Gestalt einer kugelrunden, den Zellsaft einschliessenden Blase; *o* wie bei *3*. (de Vries.) — Fig. 221. Oberhautzelle aus dem Blatte von *Tradescantia discolor*, durch eine 10 prozentige Salpeterlösung plasmolysiert. Die runden Körnchen sind plasmolytische Fällungen, in diesem Falle Farbstoff. (Zimmermann.)

Lösung durch die Zellwand und erfüllt den Raum zwischen dieser und dem Cytoplasma (Fig. 220, *o*). Den ganzen, eben beschriebenen Prozess nennt man Plasmolyse (*λύσις* Auflösung, Lösung). Durch Zerschneiden plasmolysierter Gewebe lässt sich der Zellinhalt von der Wand trennen, so dass der isolierte, künstlich nackt gemachte Protoplasmakörper der Untersuchung zugänglich wird (Klercker). Bei ganz jungen, im Wachstum begriffenen Zellen löst sich das Cytoplasma nur schwer von der Wand, und diese kann sich in solchen Fällen beim Zusammenziehen kräuseln und einbuchten. Die Plasmolyse ist, wie der Turgor, nur in lebenden Zellen möglich und wird daher vielfach in Anwendung gebracht, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, ob eine Zelle lebendig oder tot ist.

Wenn die Salzlösung nicht zu stark war oder nicht allzulange eingewirkt hat, so können die Zellen bei allmählicher Überführung in immer

schwächere Salzlösungen und endlich in reines Wasser ihren vollen Turgor wiedererlangen und vollkommen ungeschädigt ihre normale Lebenstätigkeit wieder aufnehmen. In langgestreckten Zellen zieht sich das Cytoplasma bei der Plasmolyse sehr oft zu zwei oder mehreren Blasen zusammen, welche anfänglich durch feine Plasmastränge zu einer Reihe verbunden sind, oft aber durch Zerreissen dieser Stränge isoliert werden. Besitzt eine solche Zelle nur einen einzigen Kern, so kann natürlich nur einer dieser Plasmakörper den Kern übernehmen; die übrigen sind kernlos (Fig. 167, S. 126).

Namentlich bei unmittelbarer Behandlung mit starken Salzlösungen beobachtet man häufig, dass das Plasma sich nicht zu einer kugeligen Blase zusammenzieht, sondern an einzelnen Stellen noch an der Zellwand festklebt; das zurückweichende Plasma nimmt dann unregelmässige Formen an und bleibt mit der Zellwand noch durch feine Stränge verbunden, wie auf Fig. 221 dargestellt ist. In der gleichen Abbildung erscheinen auch „plasmolytische Fällungen", d. s. Ausscheidungen im Zellsaft, welche durch die fortschreitende Concentration bei der Plasmolyse entstehen. Solche Ausscheidungen können sehr verschiedener Natur sein und sind mit der auf S. 121 besprochenen Aggregation nicht zu verwechseln.

134. Regulierung der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle. Plasmolyse und Turgor werden, wie aus obigem hervorgeht, im wesentlichen durch zwei Faktoren bedingt, einmal nämlich durch die osmotischen Eigenschaften der Zelle (des Zellsaftes) und dann durch die osmotischen Eigenschaften der umgebenden wässrigen Flüssigkeit. Bezeichnet man den höchsten osmotischen Druck, welchen eine gegebene Lösung in Wechselwirkung mit reinem Wasser hervorrufen kann (vergl. § 130, Fall 3), als osmotische Leistungsfähigkeit dieser Lösung, so kann man sagen, dass die Differenz zwischen der osmotischen Leistungsfähigkeit des Zellsaftes oder, einfacher gesagt, der Zelle und dem osmotischen Druck der umgebenden Flüssigkeit dafür entscheidend ist, ob im gegebenen Falle überhaupt Turgor stattfinden kann. Turgor kann nur dann bestehen, wenn die osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle grösser ist als der osmotische Druck der umgebenden Flüssigkeit; im entgegengesetzten Falle tritt Plasmolyse ein (negative Spannung). Sind die osmotischen Druckkräfte der Zelle und der umgebenden Flüssigkeit gleich gross, so erfolgt weder Turgor noch Plasmolyse (die Spannung ist gleich 0).

Da die Zellen nur in seltensten Fällen die osmotische Beschaffenheit der umgebenden Flüssigkeit merklich zu beeinflussen vermögen, so ist es von ganz hervorragender Bedeutung für das Leben der Pflanze, dass die Zellen imstande sind, innerhalb bestimmter Grenzen ihre osmotische Leistungsfähigkeit je nach den Verhältnissen zu regulieren, so dass der Zelle immer ein „osmotischer Überschuss" gegenüber dem osmotischen Druck der umgebenden Flüssigkeit gesichert bleibt. Steigt dieser letztere, so erhöht auch die Zelle ihre osmotische Leistungsfähigkeit; nimmt dagegen die Concentration der umgebenden Flüssigkeit ab, so setzt auch die Zelle ihre osmotische Fähigkeit entsprechend herab.

Diese Regulierung geschieht in der Natur in ausgedehntem Masse bei vielen Algen (und Infusorien), welche in Wasser mit wechselndem Salzgehalt leben, wie das z. B. an den Küsten der Ostsee der Fall ist. Am weitesten gehen aber wohl die Bakterien und Schimmelpilze in ihrer Fähigkeit, je nach den Verhältnissen ihr osmotisches Verhalten zu regulieren. So können die gewöhnlichen Schimmelformen in sehr verdünnten Lösungen auftreten und doch in kurzer Zeit dazu gebracht werden, sich in ziemlich concentrierten Zucker- und Salzlösungen zu entwickeln, deren osmotische Kraft weit über 100 Atmosphären Druck entspricht. Bringt man Pilzhyphen, die in solchen starken Lösungen gedeihen, direkt in Wasser, so platzen sie in kürzester Zeit infolge des ungeheuren Turgors, welcher bei dieser Behandlung entsteht; die gleichen Hyphen können sich aber auch bei allmählicher Überführung in verdünntere Lösungen ausgezeichnet den veränderten Lebensbedingungen dadurch anpassen, dass sie ihre osmotische Leistungsfähigkeit herabsetzen. Auch bei den höheren Pflanzen lassen sich Anpassungen ähnlicher Art beobachten, doch sind hier die Grenzen weit enger gezogen. Lässt man nach und nach immer stärkere Salzlösungen auf Gewebe höherer Pflanzen einwirken, so bedarf es einer immer concentrierteren Lösung, um endlich die Plasmolyse herbeizuführen, als zu Beginn der Behandlung notwendig war. Normale Gewebe, deren Wachstum aufgehört hat, zeigen in der Mehrzahl der Zellen eine ziemlich konstante osmotische Kraft des Zellsaftes, so dass man an solchen Zellen Messungen über die osmotischen Eigenschaften von (unschädlichen) Stoffen hat ausführen können.

Die Regulierung der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle kann auf verschiedenerlei Weise vor sich gehen. Die Hautschichten des Cytoplasma können aktiv Stoffe von aussen zum Zellsaft oder von diesem nach aussen durch sich hindurch diffundieren lassen und auf diese verhältnismässig einfache Art und Weise osmotisch wirksame Stoffe aufnehmen oder aus der Zelle entfernen. Die Zelle kann aber auch selbständig ihre osmotische Fähigkeit erhöhen durch Umbildung ungelöster Stoffe des Zellinhalts zu löslichen Verbindungen oder durch Spaltung einzelner grösserer Moleküle von zusammengesetzten gelösten Stoffen in mehrere Moleküle von einfacher zusammengesetzten Stoffen. Wird beispielsweise in einer Flüssigkeit jedes Molekül Rohrzucker in zwei Moleküle Monosaccharide gespalten, so wird gleichzeitig der durch den Rohrzucker bedingte osmotische Druck auf das Doppelte steigen, denn der osmotische Druck einer Lösung steigt und fällt mit der Anzahl der Moleküle (resp. Ionen) in einem gegebenen Volumen der Lösung. Durch Kondensationen (vergl. S. 145) kann die Zelle daher auch ihre osmotische Leistung vermindern. Näheres über andere, hierher gehörige Verhältnisse in den physiologischen Abschnitten.

Die Studien von Pfeffer und de Vries über die osmotischen Verhältnisse der Pflanzenzelle haben auf die Entwickelung der physikalischen Chemie grossen Einfluss gehabt, ebenso wie die Arbeiten von Arrhenius und van't Hoff auf chemischem Gebiet; die Untersuchungen über die Regulierung der osmotischen Leistungen der Zelle verdanken wir Pfeffer, Eschenhagen, Oltmanns, Rysselberghe u. a.

Vierter Abschnitt.

Gewebelehre.

Kap. 22. Zellformen; Gewebearten; Gefässe.

135. Zelltypen. Durch die im Vorhergehenden behandelten Veränderungen der Zellwand in Beziehung auf Ausdehnung, Dicke sowohl als auf chemische und physikalische Beschaffenheit kommt im Zusammenhang mit den zahlreichen verschiedenartigen Funktionen, mit welchen die Zelle im Leben der höher differenzierten Pflanzen betraut ist, eine ausserordentlich grosse Zahl von Zellformen zustande, welche sich jedoch im Interesse der Übersichtlichkeit und der anatomischen Beschreibung auf einige wenige Typen, in der Hauptsache auf drei, zurückführen lassen: die Parenchymzelle[1]), die Prosenchymzelle[2]) und die Hyphe. Da ein und dieselbe Zelle verschiedenen Aufgaben dienen kann, so ergibt sich von selbst, dass eine bestimmte Zelle nicht immer den reinen Typus zeigen wird.

Die **Parenchymzelle** besitzt nach allen Richtungen ungefähr gleichen Durchmesser (sie ist isodiametrisch) und lässt sich daher im allgemeinen als rundlich oder vielkantig mit breiten Wandflächen beschreiben.

Die gewöhnliche Parenchymzelle hat eine dünne, in der Hauptsache meist aus Cellulose bestehende Membran, rundliche Tüpfel, soweit solche vorhanden sind, und einen grossen Zellraum; sie findet sich besonders in den Vegetationspunkten (siehe Kap. 23), in Mark und Rinde der Triebe (Fig. 206, S. 162), im Grundgewebe des Blattes (Fig. 222), in fleischigen Früchten, Knollen (Fig. 195, S. 152) usf. Die Aufgabe der Parenchymzellen ist hier wohl hauptsächlich eine chemisch-physio-

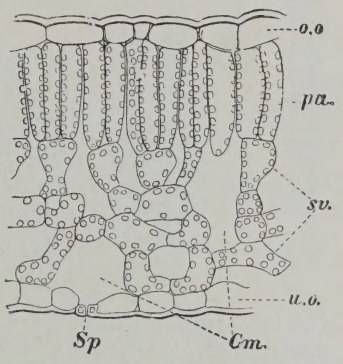


Fig. 222. Parenchymgewebe. Querschnitt durch ein Buchenblatt. *o.o* Epidermis der Oberseite; *u.o* Epidermis der Unterseite; *pa* Palissadenparenchym; *sv* Schwammparenchym; *Cm* Lufträume. (Strasburger.)

[1]) παρά neben; ἐγχέειν eingiessen, ἔγχυμα das Eingegossene — die Zellen im Parenchymgewebe stehen aufeinander.

[2]) πρός zwischen und ἐγχέειν, ἔγχυμα — die Zellen im Prosenchymgewebe sind zwischeneinander eingekeilt.

logische: in ihnen geht die Verarbeitung und Umbildung der von aussen aufgenommenen Nahrung vor sich, oder sie dienen als Ablagerungsstätte für die Vorräte, welche in Samen, Knollen u. dergl. gespeichert werden.

Andere Arten von Parenchymzellen, mit völlig verschiedenen Funktionen als die gewöhnliche Parenchymzelle, sind z. B. die Korkzelle (Fig. 194 *k*, S. 152) und die Steinzelle (Fig. 209, S. 163); die Aufgabe der ersteren besteht darin, die Pflanzenteile gegen Verdunstung zu schützen, während die Steinzelle ihnen Festigkeit und Härte verleiht.

Die **Prosenchymzelle** (Fig. 223 *C* und 229 *b*) ist um vieles länger als breit; die beiden Enden sind gleichmässig zugespitzt. Sie ist nicht (oder nur sehr wenig) verzweigt und besitzt nur wenige und kleine, zur Längsachse schief gestellte, spaltenförmige Tüpfel, welche in links aufsteigender Schraubenrichtung stehen; wenn die Zellwand Streifung zeigt, so geht diese in gleicher Richtung. Die Prosenchymzelle führt sehr oft Luft oder Wasser, d. h. die Zelle ist tot. Die Zellwand ist im allgemeinen verdickt und verholzt; im Zusammenhang damit sind die Aufgaben der Prosenchymzellen vorzugsweise mechanischer Natur; sie leisten Widerstand gegen Streckung und Beugung, beschützen innere Teile der Pflanze und bilden das Skelett der Pflanze (Festigungsgewebe); dementsprechend treten sie z. B. in kräftigen Blattnerven, im Holz (Holzzellen, Fig. 223 *C*) auf und bilden auch den gesamten Hartbast (Bastfasern).

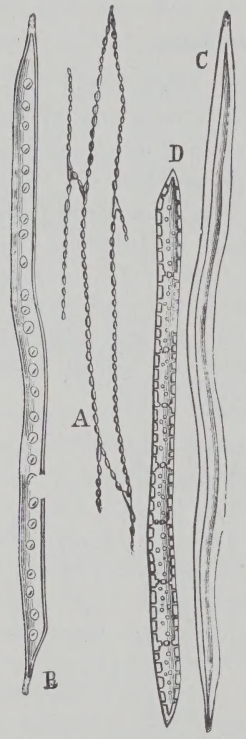


Fig. 223. Aus dem Holze der Eiche: *A*—*C* Prosenchymzellen. *A* Cambiumzellen (tangentialer Längsschnitt); *B* Tracheïde; *C* Holzfaser; *D* Holzparenchym ($^{150}/_{1}$). (Prantl.)

Als **Hyphe** bezeichnet man bei den Pilzen eine einzelne, fadenförmige, dünne und ausserordentlich reich verzweigte Zelle, deren Zweige sämtlich Spitzenwachstum zeigen, zB. bei den Wasserpilzen (Fig. 10, S. 9). Derselbe Ausdruck „Hyphe“ wird aber auch für einen sehr dünnen verzweigten Zellfaden bei Pilzen, der also durch Querwände in zahlreiche Zellen abgeteilt ist, gebraucht; dieser Zellfaden besitzt ebenfalls Spitzenwachstum wie die einzellige Hyphe, da in jedem Zweige nur die äusserste Zelle teilungsfähig ist. Aus solchen gegliederten Hyphen bauen sich die Körper aller höheren Pilze auf; die oben angeführten einzelligen Hyphen heissen im Gegensatz hierzu ungegliedert.

136. Gewebearten. Die wenigsten Pflanzen sind einzellig; in der Regel sind die Pflanzen aus einer ausserordentlich grossen Anzahl von Zellen oder aus Zellengeweben zusammengesetzt, welche dadurch entstehen, dass die in fortgesetzten Zellteilungen entstehenden Zellen sich vereinigen und in Wechselbeziehungen zueinander treten (siehe S. 10). In

gewissen Fällen sind diese zu einem Gewebe vereinigten Zellen im Anfang noch mehr oder weniger frei; dafür bietet Pediastrum (Fig. 12, S. 11) ein Beispiel, und auch viele Hyphen, die in der älteren Pflanze dicht verwebt sind, stehen im Anfang in mehr oder minder lockerer Verbindung miteinander.

Die verschiedenartigen Zellformen liegen in der Pflanze nicht ohne Ordnung vermengt; im Gegenteil werden in der Regel viele gleichartige Zellen zu einem Gewebe vereinigt. So kommen bestimmte Gewebearten oder Gewebeformen zustande, welche den verschiedenen Zellformen entsprechen; jede Gewebeart hat also ihren bestimmten Bau und ist je nach der Beschaffenheit der betreffenden Zellen bestimmten Funktionen angepasst. Wir sprechen von Parenchym (Parenchymgewebe), Prosenchym (Prosenchymgewebe) und Hyphengewebe. Die Zellen des Parenchyms sind oft durch grosse Zwischenräume (Intercellularräume) voneinander getrennt (Fig. 222; Kap. 24); die Prosenchymzellen dagegen schieben sich mit ihren zugespitzten Enden eng zwischen einander ein und lassen daher solche grösseren Zwischenräume wie im Parenchym vermissen (Fig. 229 *b*).

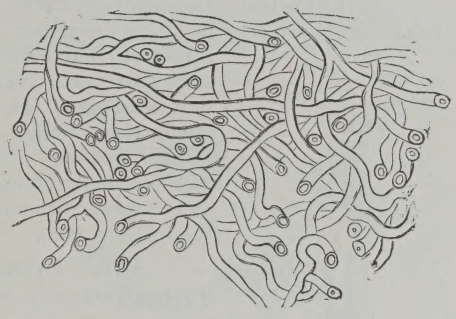


Fig. 224. Hyphengewebe aus der Markschicht des Thallus von *Cetraria islandica* (Isländisches Moos). (Reinke.)

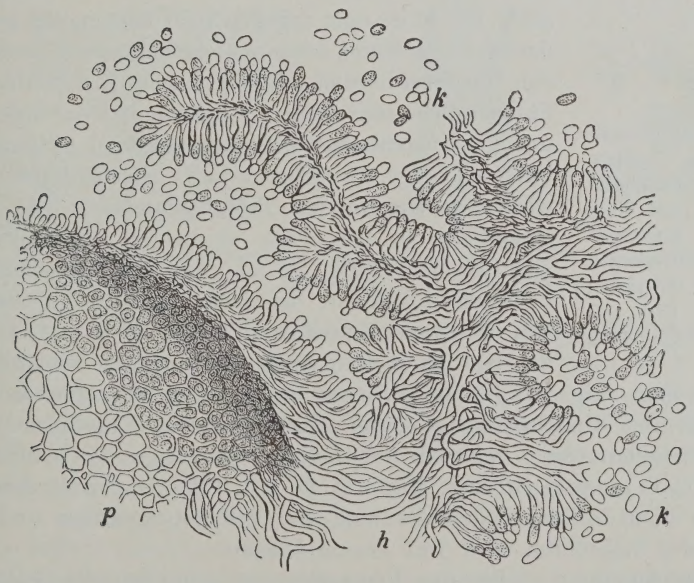
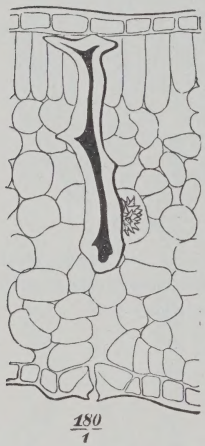


Fig. 225. Längsschnitt durch einen von dem Mutterkornpilz *(Claviceps purpurea)* befallenen Gramineenfruchtknoten; *p* Sklerotium; *k* die Conidien abschnürende Sphaceliaform; *h* locker verflochtene Hyphen. (Tulasne.)

Hyphengewebe kann sehr locker sein, so dass die Hyphen nicht eng einander schliessen (Fig. 224). Werden sie dagegen dicht miteinander verwoben, so bilden sie ein Gewebe, dessen Querschnitt vollkommen einem Parenchym gleicht; während jedoch in echtem Parenchym die Zellen in der Regel durch Wände, welche in allen möglichen Ebenen stehen können, voneinander getrennt werden, so stehen die Wände der Hyphenzellen alle parallel zueinander und zwar senkrecht zur Längsrichtung der Hyphe. Ein solches Gewebe bildet also ein unechtes Parenchym, ein Pseudoparenchym; wir finden es beispielsweise in den Dauermycelien (Sklerotien) des Mutterkorns (Fig. 225 *p*) und anderer Pilze.

Idioblasten. Gelegentlich treten im Inneren eines sonst gleichmässigen Gewebes vereinzelt oder in kleinen Gruppen besondere Zellen auf, welche nach Bau und Funktion vollkommen von ihrer Umgebung abweichen, wie z. B. Bastfasern, Steinzellen oder Kristallzellen mitten in einem dünnwandigen, assimilierenden Parenchym. Solche vereinzelt eingestreute Zellen heissen Idioblasten (ἴδιος eigentümlich; βλαστός Gebilde). In den Blättern des Teestrauchs finden sich solche isolierte Steinzellen (Fig. 226), im Parenchym des Rhizoms von Acorus Calamus eigenartige Zellen mit ätherischem Öl (Fig. 247, S. 202).



180/1

Fig. 226. Querschnitt durch ein Teeblatt. Durch das Palissadenparenchym und einen Teil des Schwammparenchyms streckt sich eine lange Steinzelle; neben ihr liegt eine kristallführende Zelle.

137. Cytoplasmaverbindungen zwischen den Zellen (Plasmodesmen). Man nahm früher an, dass alle Zellräume in einer Pflanze vollkommen voneinander getrennt seien, auch wenn die Zellwände mit Tüpfeln oder Tüpfelkanälen versehen sind. In neuerer Zeit (siehe S. 14) ist man dagegen zur Überzeugung gekommen, dass die Zellwände, besonders die Schliesshäute der Tüpfel, von ausserordentlich feinen Löchern durchbohrt sind, durch welche sehr feine Cytoplasmafäden hindurchlaufen und die benachbarten Protoplasmakörper miteinander verbinden (Tangl, Gardiner u. a.). Solche feine, die Zellwände durchsetzenden Protoplasmafäden hat man beispielsweise in den stark verdickten Sameneiweisszellen von Strychnos (Fig. 227 *A*) und von manchen Palmen nachweisen können, bei denen sie sich indessen nur in den Tüpfelschliesshäuten finden (Fig. 227 *C*); ferner in den Parenchymzellen der dicken Blattpolster von Mimosen u. a. (Fig. 227 *B*; die Zellwand ist künstlich zum Quellen gebracht), im Mark- und Rindenparenchym, bei Epidermiszellen, Cambium- und Bastparenchymzellen usw., zwischen den Zellen vieler Algen (z. B. den Rindenzellen von Ceramium rubrum, Fig. 227 *E*) usf. Möglicherweise bestehen sie zwischen allen Zellen; jedenfalls sind die Verbindungsfäden in den Siebtüpfeln der Siebröhren zum Teil Plasmodesmen.

Die Annahme, dass die Plasmodesmen von den Verbindungsfäden (Stützfasern) in der Kernspindel stammten, ist (nach Strasburger) kaum richtig; sie sollen sekundär nach der Zellteilung entstehen, doch ist alles nähere darüber noch unbekannt. Die Plasmodesmen sind als Fortsätze der

Hautschicht des Cytoplasma aufzufassen. Auch bei nachträglich miteinander verwachsenen Zellen sind sie zu finden, z. B. zwischen den beiden Symbionten an einer Pfropfstelle.

Die theoretische Bedeutung dieser Plasmaverbindungen ist ganz hervorragend. Wenn die Plasmakörper, auch der zellenreichsten Pflanzen, alle untereinander in Verbindung stehen, so resultiert daraus (siehe S. 14) in jeder Pflanze eigentlich nur ein einziger Protoplasmakörper, ein einziges Individuum, welches sich nach aussen hin mit einer festen Wand umgeben und in seinem Inneren, zu Zwecken der Arbeitsteilung und um überhaupt den complicierten Aufbau eines grösseren Pflanzenkörpers zu ermöglichen, Quer- und Längswände in grosser Zahl angelegt hat (siehe S. 10). Der Teilungsmodus der Zellen, ihre Gestalt und Anordnung in den

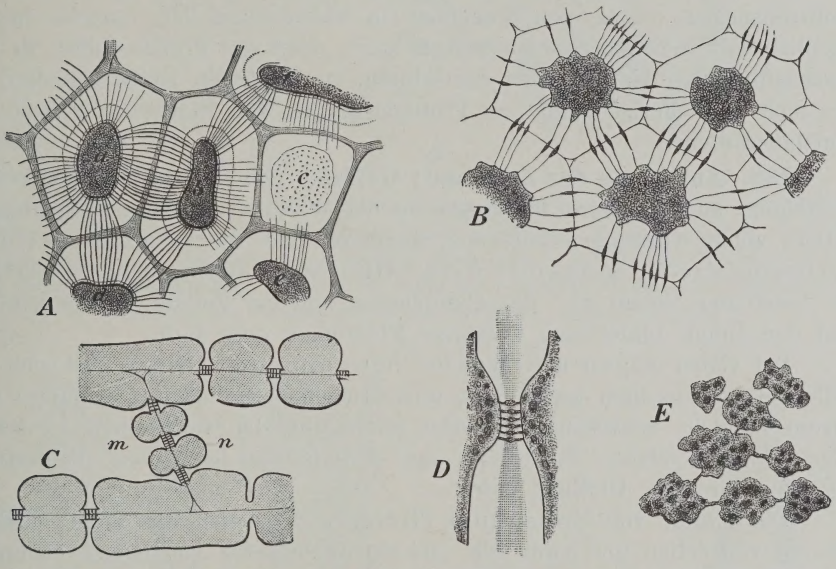


Fig. 227. Verschiedene Formen von Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen. *A* Strychnos; *B* Mimosa; *C* Phoenix; *D* Pteris; *E* Ceramium. (Tangl u. a.)

Vegetationspunkten (siehe Kap. 23) hängt in der Hauptsache vom Gesamtwachstum des Organes (des Protoplasma) ab und ist nicht etwa umgekehrt das primäre und für die ganze Form bestimmende. Der Unterschied zwischen den vielzelligen Pflanzen und einfachsten Organismen wie den völlig nackten Plasmodien der Schleimpilze (siehe S. 3 u. 4) oder wie Caulerpa und anderen Siphoneen mit ihrem nur von einer Wand umschlossenen, mit zahlreichen Zellkernen versehenen Protoplasma (siehe S. 10) ist also nicht so wesentlich, als man früher annehmen musste.

Die Plasmaverbindungen spielen eine wesentliche Rolle bei verschiedenen physiologischen Erscheinungen, z. B. der Reizleitung bei reizbaren Pflanzen; überall, wo solche Reizfortpflanzungen beobachtet worden sind, finden wir auch Plasmodesmen. Gegenüber der rein mechanischen oder osmotischen

Reizfortpflanzung können wir hier mit Haberlandt von einer plasmatischen Reizleitung sprechen, z. B. in Schlingranken, Fühlborsten und Wurzelspitzen. Reizt man beispielsweise eines der Haare auf der Blattfläche der Fliegenfängerpflanze (Dionaea), so wird dieser Reiz augenblicklich auf die ganze Spreite übertragen und hat ein sofortiges Zusammenklappen der Blatthälften zur Folge. Der endgiltige experimentelle Beweis dafür, dass die Plasmodesmen wirklich als reizleitende Organe fungieren, ist allerdings bis jetzt kaum geglückt. Für die Richtigkeit der Annahme spricht freilich die Tatsache, dass sich an plasmolysierten Pflanzenteilen, deren Plasmodesmen zerrissen sind oder doch von der Zellwand zurückgezogen gewesen waren, auch nach vollständiger Aufhebung der Plasmolyse keine Reizkrümmungen mehr hervorrufen lassen.

In anderen Fällen stehen die Plasmodesmen offenbar im Dienste des Stofftransportes, z. B. von Enzymen in Endospermzellen, welche immer reichlich mit Plasmodesmen versehen sind, oder von Proteïnstoffen in den eiweissführenden Markstrahlen der Abietineen. Dagegen ist es unsicher, ob sie auch zum Fortschaffen von Protoplasma in den Blättern zur Zeit des Blattfalles dienen.

138. Auflösung der Zellwand; Gefässe. Zu vielerlei Zwecken bedarf die Pflanze auch grösserer Öffnungen in den Wänden zwischen benachbarten Zellen; solche Öffnungen entstehen dadurch, dass die bereits gebildete Zellwand wieder aufgelöst wird. Gleichzeitig sterben dann gewöhnlich die beteiligten Zellen ab, das Cytoplasma und der Zellkern verschwinden, und den Inhalt bildet eine wässerige Flüssigkeit oder Luft.

Bei vielen Algen und Wasser bewohnenden Pilzen löst sich die Zellwand an einzelnen kreisförmig umschriebenen Stellen auf, wenn es sich darum handelt, Schwärmsporen oder Spermatozoiden in Freiheit zu setzen oder diesen letzteren Zutritt zu den Eizellen zu gewähren (Pediastrum Fig. 12, Spirogyra, Ulothrix usw.).

Die Blätter von Sphagnum (Torfmoos) bestehen aus einer einzigen Schicht von Zellen und zwar teils aus einem Netzwerk von langen schmalen chlorophyllhaltigen Zellen (Fig. 228 *A*), teils aus Wasserzellen, von denen je eine in jeder Masche des Netzwerkes liegt; diese Wasserzellen sind durchlöchert und durch Verdickungsleisten versteift *(A)*. An der Peripherie des Stengels findet sich ebenfalls eine dünnere oder dickere Schicht von solchen Wasserzellen *(w* in *C)*. Wenn das Wasser der Wasserzellen verdunstet, so erscheint das Moos weisslich (Weissmoos); sind die Wasserzellen mit Wasser gefüllt, so tritt die grüne Farbe mehr hervor. Diese Wasserzellen erhalten insofern eine sehr grosse Bedeutung für die Bildung der Torfmoore, als durch die beschriebenen Öffnungen hindurch Wasser in die Wasserzellen gelangen kann und nun infolge der Kapillarität von Zelle zu Zelle wandert, bis die ganze Moospflanze sich wie ein Schwamm mit Wasser vollgesogen hat.

Bei den höheren Pflanzen liegt Auflösung von Teilen der Zellwand bei allen Gefässbildungen vor (Zellfusionen). Wir kennen im wesentlichen drei verschiedene Arten von Gefässen: Tracheen, Siebröhren und

Milchgefässe. Die beiden erstgenannten Gefässe kommen dadurch zustande, dass die Querwände zwischen mehreren in einer Reihe stehenden Zellen ganz oder teilweise aufgelöst werden, so dass sich lange unverzweigte Röhren bilden (Fig. 229), welche der Stoff- und Wasserleitung

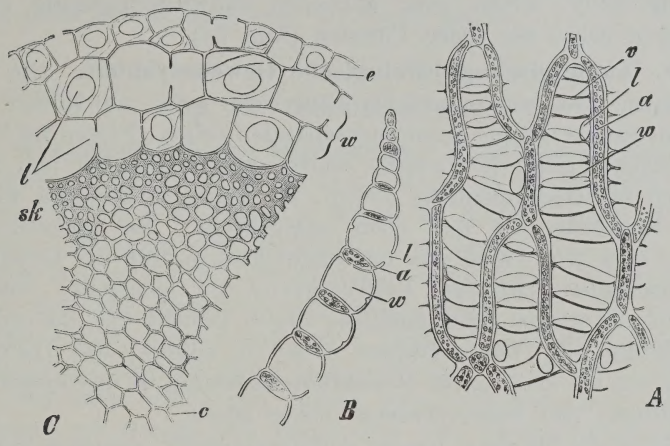
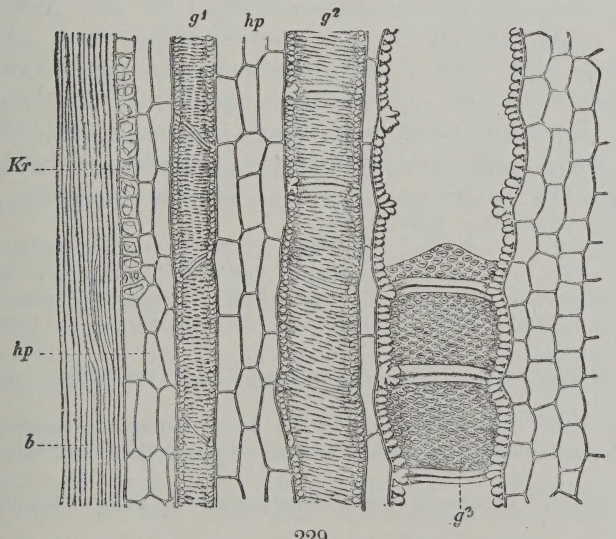
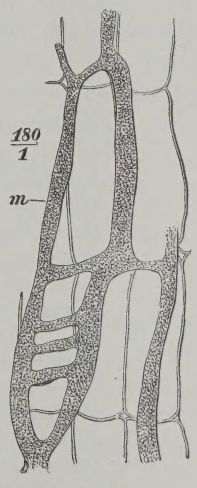


Fig. 228. *Sphagnum* (Torfmoos). *A* Flächenansicht des Blattes von *Sphagnum cymbifolium; a* chlorophyllführende Zellen; *w* Wasserzellen mit ringförmigen Verdickungsleisten; *l* Löcher. *B* Querschnitt durch das Blatt von *Sphagnum fimbriatum*. *C* Teil eines Stengelquerschnittes von *Sphagnum cymbifolium*; *c* Mark; *sk* Zellen mit verdickten Wänden; *w* Wasserzellen mit Löchern und Verdickungsleisten; *e* Epidermis. (Strasburger.)



229



230

Fig. 229. Längsschnitt durch das Holz von *Glycyrrhiza*. *g* Gefässe (Tracheen); in g^1, g^2 und g^3 erscheinen mehrere ringförmige Leisten, die Reste der aufgelösten Scheidewände; *hp* Holzparenchym; *b* Bastfasern; *Kr* Kristallzellen. (Tschirch.) — Fig. 230. Milchgefässe *(m)* aus der Wurzel des Löwenzahns *(Taraxacum officinale)*. (Rützou.)

dienen; bei den Milchgefässen kommen jedoch nicht nur Wände zwischen Zellen ein und derselben Längsreihe, sondern auch zwischen solchen Zellen zur Auflösung, welche verschiedene Längsreihen miteinander verbinden, so dass aus diesem Prozess netzförmig verzweigte Röhrensysteme hervorgehen (Fig. 230). Einen ganz ähnlichen Entwickelungsgang durchlaufen Harzgänge u. dergl. bei vielen Pflanzen (Kap. 24).

139. Anatomisch-physiologische Gewebesysteme. Die Einteilung in Parenchym, Prosenchym und Hyphengewebe nahm nur Rücksicht auf die Hauptform der das Gewebe zusammensetzenden Zellen. Fassen wir indessen die übrigen Eigenschaften der Gewebe, welche mit ihrem Alter und besonderen Funktionen im Zusammenhang stehen, ins Auge, so gelangen wir zu einer anderen Einteilung als der oben angeführten. Bei genauerer Berücksichtigung etwa des Alters und der Entwickelungsstufe der Gewebe müssen wir unterscheiden zwischen Bildungsgewebe einerseits, welches ausschliesslich aus jungen teilungsfähigen Zellen besteht und die Aufgabe hat, das Wachstum des Pflanzenkörpers weiter zu führen, und Dauergewebe anderseits, das am Ende seines Wachstums angelangt ist und dessen Elemente den endgiltigen Bau ausgewachsener Zellen zeigen.

Richten wir dagegen unsere Aufmerksamkeit besonders auf die verschiedenen Funktionen der vollentwickelten Gewebe, so können wir mit G. Haberlandt (1884) eine Reihe von anatomisch-physiologischen Gewebesystemen aufstellen, von denen wir die folgenden hervorheben:

A. Schutzsysteme: 1. das Hautsystem, 2. das mechanische System.

B. Ernährungssysteme: 3. das Absorptionssystem, 4. das Assimilationssystem, 5. das Leitungssystem, 6. das Speichersystem, wozu auch Wassergewebe zu rechnen sind, und 7. die Sekretionsorgane und Exkretbehälter. Diese letzteren schliessen sich durchgehends eng an die Intercellularräume an und werden am besten mit diesen zusammen behandelt.

Haberlandt gibt (1904) folgende Übersicht der anatomisch-physiologischen Systeme:

I. Die Bildungsgewebe (Urmeristem, primäre und sekundäre Meristeme).
II. Das Hautsystem (Epidermis, Kork, Borke).
III. Das mechanische System (Bast, Libriform, Collenchym, Sklerenchym).
IV. Das Absorptionssystem (Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln mit den Wurzelhaaren, Rhizoiden, Velamen der Luftwurzeln, wasserabsorbierende Trichome an Laubblättern, Absorptionsgewebe der Haustorien an Keimpflanzen und Parasiten).
V. Das Assimilationssystem (Chlorophyllparenchym, Palissaden- und Schwammgewebe).
VI. Das Leitungssystem (Leitparenchym [Rinden-, Holz- und Markparenchym, Markstrahlen, Parenchymscheiden]; Gefässbündel [Hadrom, Leptom]; Milchröhren).
VII. Das Speichersystem (Wassergewebe, Speichergewebe der Samen, Knollen und Zwiebeln).
VIII. Das Durchlüftungssystem (luftführende Intercellularräume mit ihren Ausgangsöffnungen, den Pneumathoden [Spaltöffnungen, Lenticellen usw.]).
IX. Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter (Hydathoden, Verdauungsdrüsen, Nektarien, Schleim-, Harz- und Öldrüsen; Schleim-, Harz- Öl- und Gummigänge; Kristallschläuche usw.).

X. Die Bewegungsgewebe (Flughaare und Fluggewebe, Schwimmgewebe, hygroskopische und lebende Bewegungsgewebe).
XI. Die Sinnesorgane (Fühltüpfel, Fühlpapillen, Fühlhaare, Fühlborsten, die Statolithenapparate [Stärkescheide, Columella der Wurzelhaube], lichtpercipierende Apparate).
XII. Die reizleitenden Strukturen und Gewebe (die Plasmaverbindungen, das reizleitende Röhrensystem von Mimosa pudica).

Kap. 23. Bildungsgewebe.

140. Bildungsgewebe im allgemeinen. Alle Gewebe, deren Hauptaufgabe darin besteht, die Zahl der Zellen zu vermehren und auf diesem Wege für das Wachstum der Pflanze zu sorgen, heissen Bildungsgewebe oder Teilungsgewebe (Meristeme, von *μερίζω*, teile), da die Zellbildung durch Teilung erfolgt. Selbstredend müssen die in Frage kommenden Zellen noch durchaus jugendlich und teilungsfähig sein. Sie sind relativ klein, besitzen dünne, zarte Wände ohne Tüpfel und wahrnehmbare Mittellamelle; die Zellmembranen geben Cellulosereaktion (s. S. 166). Die Zellen sind mit Cytoplasma erfüllt und führen verhältnismässig sehr grosse Zellkerne, dagegen nur wenige und kleine oder weit häufiger überhaupt keine Vakuolen; Stärkekörner, Zucker, Öltropfen u. dergl. lassen sich ebensowenig nachweisen wie Chromoplasten, wohl aber finden sich Leukoplasten. Intercellularräume fehlen ebenfalls (siehe z. B. Fig. 161 *A*, S. 120).

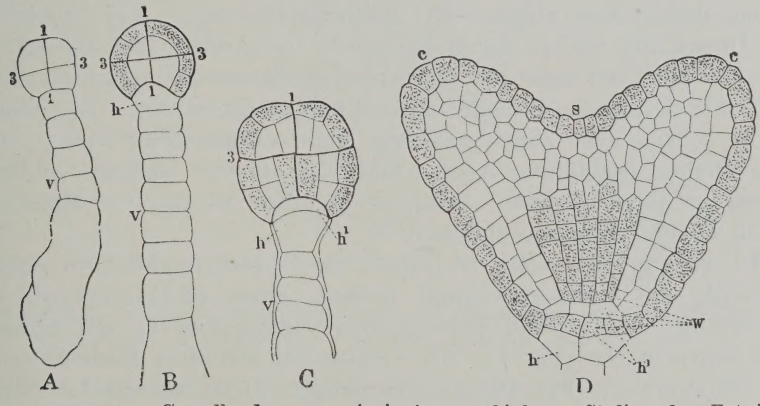


Fig. 231. Keim von *Capsella bursa pastoris* in verschiedenen Stadien der Entwickelung. *v* Embryoträger; *s* Scheitel der Keimachse, wo später die Keimknospe zur Entwickelung kommt; *c* Cotyledonen; *w* Wurzel. (Hanstein.)

Die Bildungsgewebe sind demnach sehr gleichartig gebaut. Ohne scharfe Grenzen gehen sie in die ferner abliegenden, völlig erwachsenen Dauergewebe mit ihren sehr verschiedenartigen Zellen und Gefässen über. Es ist also charakteristisch für den Pflanzenkörper, dass ausgewachsene Teile neben jugendlichen liegen, auf welche allein das Wachstum beschränkt ist; eine solche Arbeitsteilung fehlt dem tierischen Körper, in welchem allerorts gleichzeitig Wachstum stattfindet.

Bildungsgewebe treten an verschiedenen Orten in den Pflanzen auf und führen zum Teil verschiedene Zellformen, je nach der Art des Wachstums und der Natur der Pflanzenteile, für welche neue Zellen geschaffen werden sollen.

Der ganz junge Keim, der noch im jungen Samen der Mutterpflanze liegt und als Embryo bezeichnet werden kann, besteht durchweg aus parenchymatischem, teilungsfähigem Gewebe. Fig. 231 zeigt vier Entwickelungsstufen des Keimes von Capsella bursa pastoris (Hirtentäschel); selbst die höchst entwickelte *(D)*, bei welcher doch schon die Keimblätter deutlich hervortreten *(c)* und auch die Wurzelhaube usw. angelegt ist, lässt nur ein ziemlich gleichförmiges Parenchym erkennen. Nur langsam, nach und nach, gewinnen die Gewebe und mit ihnen die Zellen und Gefässe ihr endgiltiges Gepräge.

In den älteren Pflanzenteilen gibt es bestimmte Stellen, in welchen das Wachstum im Gegensatz zu den ausgewachsenen Teilen andauert. Das Wachstum ist entweder ein Längenwachstum oder ein Dickenwachstum.

141. Das Längenwachstum kann entweder intercalar oder Spitzenwachstum sein (S. 29, 30).

Intercalares Wachstum mit einer besonderen Vegetationszone treffen wir bei Trieben mit Scheiden, z. B. bei den Gräsern und Schachtelhalmen; hier findet sich am Grunde eines jeden Internodium ein kurzes Stück, dessen Zellen lange Zeit hindurch teilungsfähig bleiben und ständig für die Verlängerung des Triebes sorgen. Die Blattscheide umgibt und schützt diese Zone. Umgekehrt wächst der Blütenschaft von Armeria am oberen Ende, welches ebenfalls von einer mit mechanischen Elementen ausgestatteten, hier aber abwärts gerichteten Scheide umhüllt und geschützt wird. Eine ähnliche Zone, in welcher neue Zellen zwischen ältere eingeschoben werden, finden wir im Thallus bestimmter Algen, und viele Blätter wachsen schliesslich nur noch an ihrem Grunde; besonders deutlich ist das bei Moosblättern (Fig. 233 *D*) und Gramineenblättern.

Bei weitem allgemeiner ist jedoch das Spitzenwachstum; fast alle Pflanzenteile mit Längenwachstum besitzen einen endständigen Vegetationspunkt, d. h. neue Teile werden vorzugsweise an der Spitze des Organes eingeschoben (Fig. 41, 45). Selbst bei einfachen Pilzhyphen (z. B. Mucor, Phycomyces, Fig. 10) und einzelligen Algen wie Udotea (Fig. 11) und Caulerpa ist das der Fall. Bei vielzelligen Pflanzen besteht der Vegetationspunkt aus einer oder aus mehreren Parenchymzellen, deren besondere Aufgabe eben Zellteilung ist. Dieses Teilungsgewebe heisst embryonales Gewebe oder Urmeristem.

Trotz der grossen Gleichförmigkeit der Zellen des Urmeristems bedingt doch die sehr verschiedenartige Anordnung der Zellen wesentliche Unterschiede zwischen den vom Urmeristem gebildeten Vegetationspunkten und Körpern; während bei manchen Pflanzen das Spitzenwachstum durch eine einzige Scheitelzelle vermittelt wird, übernehmen bei anderen Pflanzen Gruppen von sog. Initialzellen diese Aufgabe.

142. Spitzenwachstum mit einfacher Scheitelzelle ist auf die Kryptogamen beschränkt. Unter Scheitelzelle verstehen wir eine an der äussersten Spitze des wachsenden Organes liegende Zelle von bestimmter und eigenartiger Form, welche sich jeweils in zwei ungleich grosse und verschieden gestaltete Zellen teilt. Die eine dieser Zellen gleicht vollständig der Mutterzelle und übernimmt deren Funktion als Scheitelzelle; die andere Zelle wird als Segmentzelle von dieser unterschieden.

Die Segmentzellen zeigen insofern verschiedenes Verhalten, als sie in einigen wenigen Fällen sich gar nicht weiter teilen, während sie in anderen, den weitaus meisten Fällen lebhafte Teilungen nach verschiedenen Richtungen eingehen; die neuen Wände können radial (antiklin) oder tangential (periklin) stehen.

Alle Zellen eines solchen Pflanzenteils lassen sich also gewissermassen auf die Scheitelzelle als ihre Urmutterzelle zurückführen; sie stammen von dieser durch eine Reihe von Generationen in besonderer gesetzmässiger Reihenfolge ab.

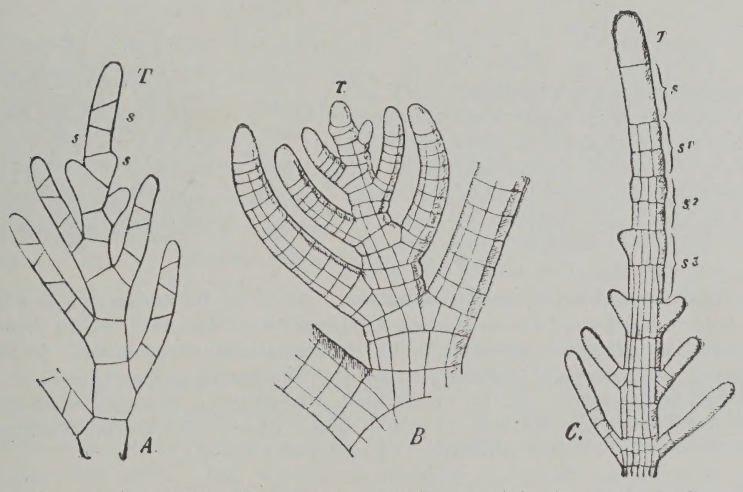


Fig. 232. Algen. *A Callithamnion scopulorum. B Polysiphonia pennata. C Chaetopteris plumosa. T* Scheitelzelle; *s* Segmente. (Reinke und Magnus.)

Die Scheitelzelle nimmt bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Formen an. Die einfachsten finden wir bei einigen Algen und gegliederten Pilzhyphen, wo sie in Gestalt eines Cylinders mit kuppenförmigem Scheitel auftritt; bei der Teilung wird die neue Zellwand regelmässig parallel zur Grundfläche des Cylinders gestellt. So kommt nur eine einzige Reihe von Segmentzellen zustande (siehe Fig. 20 *A*, 232 *B*, *C* und mit etwas schräger gestellten Wänden 232 *A*). In einigen Fällen teilen sich die Segmente gar nicht weiter (Fig. 20 *A*), in anderen nur durch Längswände (Fig. 232 *B*); in wieder anderen Fällen gehen nach einer einmaligen Querteilung die späteren Teilungen mit verschiedener Stellung der Wände vor sich wie bei den Characeen und bestimmten Rhodophyceen, oder endlich

die Querteilungen treten erst in weiter vom Scheitel entfernten Teilen der wachsenden Achse auf (Fig. 232 *C*).

Bei anderen höheren Kryptogamen begegnen wir vorzüglich zwei Formen der Scheitelzelle, der zweischneidig-keilförmigen und der tetraëdrischen.

Die zweischneidig-keilförmige Scheitelzelle wird von drei Wänden begrenzt; zwei Wände, die Seiten des Keils, sind schwach nach aussen gewölbt und sind von ihren Nachbarzellen im Vegetationspunkt eingefasst, während die dritte, an der Oberfläche des Vegetationspunktes stehende Wand sich stark nach aussen wölbt. Bei der Teilung treten Wände auf, welche abwechselnd parallel der einen und der andern Seitenwand zu stehen kommen, so dass aus diesem Teilungsmodus zwei Reihen von Segmenten hervorgehen. Am einfachsten liegen diese Verhältnisse beim Moosblatt, z. B. dem Blatte von Sphagnum, dessen Bau wir auf S. 186 besprochen haben. Fig. 233 *A* und *B* zeigen die in der Seitenansicht dreiseitige Scheitelzelle an der Spitze des Blattes, wie sie nach links und nach rechts Segmentzellen abgibt; von oben gesehen hat sie die Gestalt eines

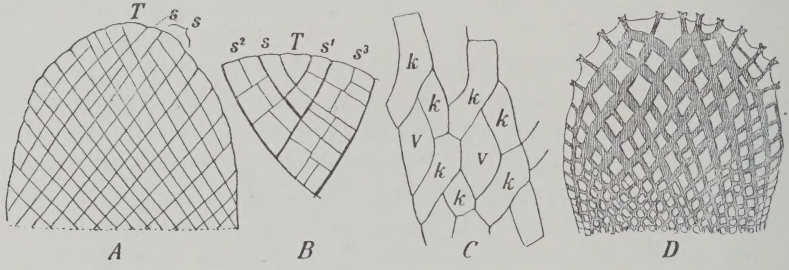


Fig. 233. Entwickelung des Blattes bei *Sphagnum*. Bei *A* ist die regelmässige Anordnung des Gewebes deutlich, welches aus den gesetzmässigen Teilungen der Scheitelzelle und der Segmentzellen hervorgegangen ist. *B* Spitze eines Blattes; *T* Scheitelzelle; *s* vier Segmente. *C* aus einem älteren Blatte; der Unterschied zwischen den chlorophyllführenden Zellen *(k)* und den Wasserzellen *(v)* tritt bereits hervor. *D*, ein älteres Blatt (schematisiert), dessen Spitzenwachstum aufgehört hat und welches jetzt nur noch an seinem Grunde wächst. Die chlorophyllhaltigen Zellen sind schraffiert. (Nägeli, Schimper.)

Linsendurchschnittes. Aus den nachfolgenden, mit grosser Regelmässigkeit sich abspielenden Teilungen der Segmente gehen dann die beiden, S. 186 besprochenen Arten von Zellen, die chlorophyllhaltigen und die Wasserzellen hervor (siehe *C* und *D*). In späterem Alter wächst das Blatt nur noch an seinem Grunde *(D)*. Auch bei einfach gebauten Algen und Lebermoosen geschieht das Wachstum mit Hilfe der zweischneidig-keilförmigen Scheitelzelle.

Die tetraëdrische Scheitelzelle, welche den Sprossen der Laubmoose, der Farne und Equisetaceen zukommt, liefert drei Segmentreihen. Sie hat ungefähr die Form einer dreiflächigen Pyramide, deren drei schwach nach aussen gewölbten Seitenwände im Gewebe eingeschlossen sind, während die vierte Fläche durch die stark gewölbte Aussenwand gebildet wird; die Teilungen gehen nun parallel mit den drei Seitenwänden in ganz bestimmter

Reihenfolge vor sich, so dass die Segmente aufeinander folgen wie die Stufen einer Wendeltreppe. (Als Beispiel mag das Quellmoos, Fontinalis, angeführt sein; in Fig. 234 werden nur zwei Segmentreihen sichtbar, die dritte liegt hinter resp. vor der Ebene der Abbildung. Die Segmentreihen gehen aus von der Scheitelzelle *v*; das jüngste Segment liegt neben dieser ganz oben links. Aus der Figur gehthervor, dass jedes Segment ein Blatt hervorbringt, so dass naturgemäss auch die Blätter in drei Längsreihen in $^1/_3$ Divergenz stehen müssen.

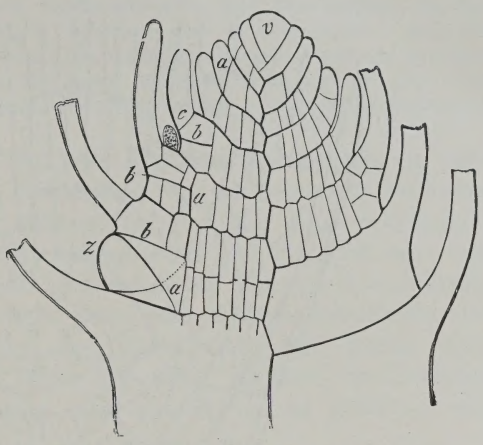


Fig. 234. Längsschnitt durch die Sprossspitze von *Fontinalis antipyretica*. *v* Scheitelzelle; nach links zu im ganzen acht Segmente, ebensoviele nach rechts. Die dritte Segmentreihe ist auf einem einzelnen Längsschnitt nicht zu sehen, da sie vor resp. hinter der Ebene der Abbildung liegt. Aus dem obersten Teil eines jeden Segmentes *(b—b)* geht ein Blatt hervor; die Knospen entspringen am untersten Teile der Segmente; *z* eine Knospe. (Leitgeb.)

Auch die Wurzeln vieler Gefässkryptogamen wachsen mit tetraëdrischer Scheitelzelle, doch teilt sich diese hier ausserdem noch parallel der Aussenwand, so dass jede vierte Teilung eine Segmentzelle nach aussen zur Wurzelhaube abgibt; man könnte also hier auch von einer Art intercalierenden Vegetationspunktes sprechen, insofern als die Scheitelzelle nach allen Richtungen hin von älteren Geweben umgeben ist (Fig. 235).

Eine vierte Art von Scheitelzellen findet sich z. B. bei der Braunalge (Phaeophycee) Pelvetia canaliculata; hier erscheint die Scheitelzelle als drei- oder vierseitiges Prisma, dessen oberer Teil indessen etwas schmaler ist als der untere. Die Teilungen gehen ohne bestimmte Reihenfolge sowohl parallel den Seitenwänden als der Grundfläche vor sich, und die Segmentzellen gleichen mehr oder minder der Scheitelzelle. Eine Scheitelzelle dieser Art besitzen die jungen Sprossachsen von Selaginella Martensii.

In der Betrachtung der Scheitelzellen sind wir bei einem Punkte angelangt, wo es schwierig wird, sowohl in der Beobachtung als auch rein theoretisch den Begriff der „Scheitelzelle" als solcher festzuhalten, da von nun an die Segmentzellen nur schwer von ihr zu trennen sind und auch die Auffassungen der verschiedenen Beobachter in der Tat voneinander abweichen. So finden wir hier den Übergang zur nächsten Gruppe von Vegetationspunkten.

143. Spitzenwachstum mit mehreren Initialzellen. Schon bei den Lycopodineen und den Coniferen ist die Scheitelzelle im allgemeinen verschwunden, und es tritt am Scheitel des Vegetationspunktes an Stelle der einzelnen Zelle eine Gruppe von mehreren gleichwertigen Zellen, den sogenannten Initialzellen auf. Die genannten Pflanzen bilden in diesen

wie in anderen Beziehungen einen Übergang von den Kryptogamen zu den Phanerogamen: wir finden am gleichen Pflanzenteil verschieden gestaltete typische Scheitelzellen mit Übergängen von einer Form zur anderen, oder auch Initialzellen für das ganze Organ, und endlich erscheinen bereits An-

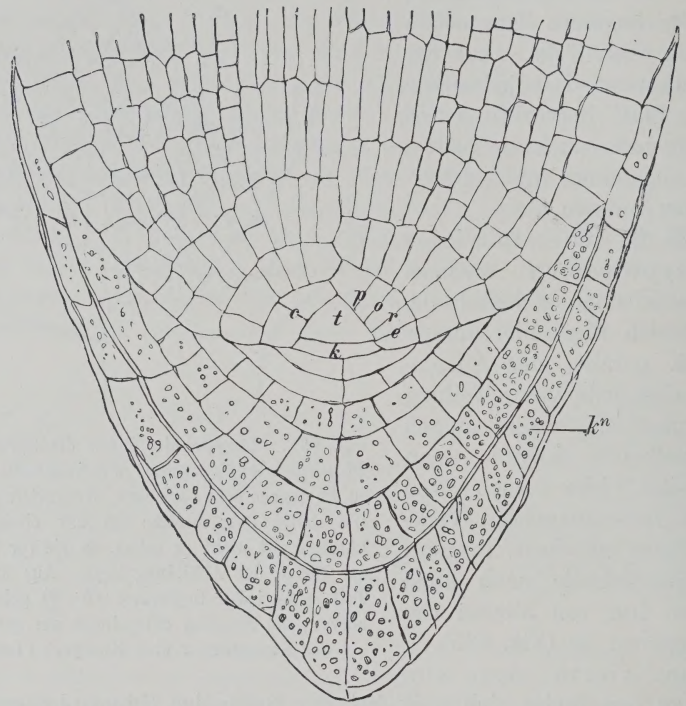


Fig. 235. Längsschnitt durch eine Wurzelspitze *(Pteris cretica)*; *t* Scheitelzelle; *k* jüngste Segmentzelle (Wurzelhaubeninitiale); *c* zweitjüngste deutliche Segmentzelle, durch eine perikline Wand geteilt; *p—o—r—e* Teilungen der drittjüngsten Segmentzelle. Die Schicht k^n ist der äusserste Mantel der Wurzelhaube und entspricht einer Segmentzelle. (Strasburger.)

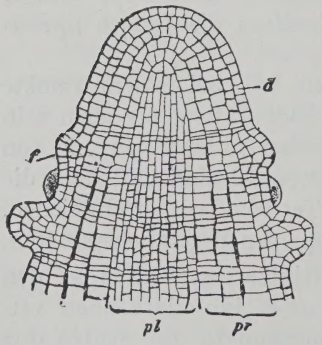


Fig. 236. Längsschnitt durch die Sprossspitze von *Hippuris*; *f* Blattanlage. (Strasburger.)

deutungen der für die Angiospermen geltenden Verhältnisse.

In manchen Fällen liegen die Initialzellen nebeneinander, in anderen übereinander, in wieder anderen sowohl neben- als übereinander. Dieser letztere Fall bestimmt den für die Angiospermen typischen Bau des Vegetationspunktes: Fig. 236 zeigt fünf selbständige, scharf voneinander getrennte Zellschichten (Mäntel) an der Spitze des Vegetationskegels und innerhalb dieser ein Parenchym *(pl)*, dessen Zellreihen an der Spitze zusammenlaufen.

Die äusserste Zellschicht *(d)* heisst gewöhnlich Dermatogen oder Protoderm, da die Oberhaut der

Pflanzen im allgemeinen aus ihr hervorgeht; die nächsten Schichten, das Periblem *(pr)*, galten bisher als Grundlage für die Rinde der Sprossachse, können aber, wie sich bei Hippuris (siehe Fig. 236) gezeigt hat, nur als ein Teil derselben aufgefasst werden. Das centrale Parenchym, das Plerom *(pl)*, aus welchem man früher den jungen Centralcylinder mit dem Mark, den Gefässbündelsträngen und dem Pericykel hervorgehen liess, bildet hier ausserdem noch Rindenschichten und Endodermis. In den meisten anderen Fällen sind die Grenzen zwischen dem Periblemmantel und der centralen Plerommasse nicht einmal so scharf wie hier. Eine Übereinstimmung zwischen Hansteins Meristemschichten und van Tieghems primären Geweben ist also nicht immer vorhanden, so dass Hansteins Gewebeeinteilung ohne morphologische Bedeutung ist (Schoute).[1])

Hier haben wir es also nicht mit einer einzelnen Scheitelzelle, ja nicht einmal mit deutlich ausgeprägten Initialzellen für die einzelnen Schichten oder den centralen Kern zu tun; während bei den mit einer Scheitelzelle wachsenden Pflanzen Oberhaut, Rinde, Gefässbündel usf. sich erst nach und nach aus dem von den Segmentzellen herstammenden Parenchym entwickeln, sind diese Gewebe hier von vornherein mehr oder minder selbständig ausgebildet. Die Grenzen zwischen den drei Gewebsarten sind jedoch nicht immer so scharf wie bei Hippuris (siehe Fig. 236); während die Oberhaut gewöhnlich von vornherein sich ganz klar abhebt, gehen Periblem und Plerom oft ineinander über.

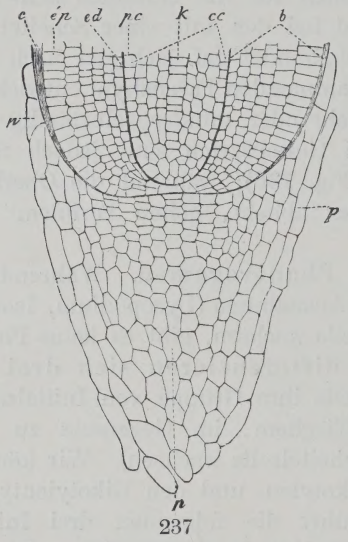
Wachstum der Wurzeln bei den Phanerogamen. Während die Wurzeln der Kryptogamen mit ganz wenig Ausnahmen (Lycopodium, Isoëtes, Marattiaceen), mit (tetraëdrischer) Scheitelzelle wachsen, gibt es keine Phanerogamen mit Scheitelzelle. Gewöhnlich differenzieren sich drei getrennte Teilungsgewebe, von denen jede ihre Gruppe von Initialzellen besitzt (triakrorhize Wurzeln, nach van Tieghem, im Gegensatz zu den monakrorhizen Kryptogamen, welche mit Scheitelzelle wachsen). Wir können zwei Haupttypen unterscheiden, den Monokotylen- und den Dikotylentypus.

Der Typus der Monokotylen führt die folgenden drei Initialgruppen: 1. die Initialgruppe der Wurzelhaube; diese ist, wie aus Fig. 237 *p—p* hervorgeht, eine durchaus selbständige Bildung, deren jüngsten Gewebe am weitesten nach innen zu, am Körper der Wurzel, liegen; 2. die Initialgruppe der Oberhaut und der Rinde, *b* in der Figur, deren Zellschichten nach der Spitze zu in einer einzigen Schicht zusammenlaufen; 3. die Initialgruppe des Centralcylinders, *c—c*.

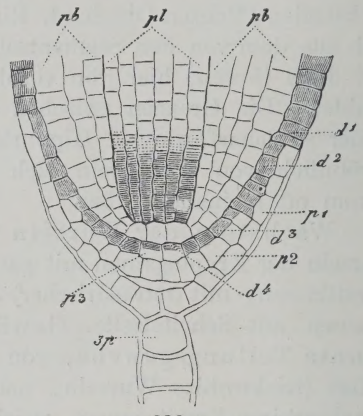
Die drei Initialgruppen des Dikotylentypus bilden folgende Gewebe: 1. die Wurzelhaube und die Oberhaut. Fig. 238 zeigt, wie die bei d^1 einfache Zellschicht sich nach der Spitze zu in zwei Schichten, d^2 und p^1, teilt; durch fortgesetzte Teilungen entstehen die Mäntel, aus welchen die Wurzelhaube sich aufbaut (p^1, p^2, p^3). Die Wurzelhaube geht also aus Teilungen der Oberhautzellen hervor (siehe auch Fig. 231 *D*). 2. die Rinde; aus der Figur wird ersichtlich, dass alle mit *pb* (Periblem) bezeichneten

[1]) Die angeführten Bezeichnungen stammen meist von Hanstein; sie sind gebildet aus den Wörtern: δέρμα Haut; γένος Ursprung; πρῶτος der erste; περί ringsum; βλῆμα Bedeckung, Umhüllung; πλήρωμα Ausfüllung, das Plerom füllt das Innere der jungen Sprossachse aus.

Schichten nach der Spitze in eine Schicht zusammenlaufen. 3. den Centralcylinder (*pl* oder Plerom). Diesem Typus folgen die Wurzeln von Isoëtes und sehr vielen Dikotylen, wenn auch die Sonderung der Initialgruppen nicht so scharf zutage tritt wie auf der Abbildung. Die Initialgruppen können mehr oder weniger ineinander übergehen; so kann das Periblem (die Rinde) sich an der Bildung der Wurzelhaube beteiligen (Gymnospermen, manche Leguminosen), oder es kann ein einziges, transversal liegendes Bildungsgewebe auftreten, aus welchem nach aussen hin die Wurzelhaube, nach innen zu Rinde und Centralcylinder hervorgehen, während die Oberhaut sich ebenfalls an der Bildung der Wurzelhaube beteiligt.



237



238

Fig. 237. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von *Hordeum vulgare*. *p—p* Wurzelhaube; *b* Oberhaut und Rinde *(ep)*; *ed* die Endodermis; *cc* Centralcylinder, dessen Pericykel mit *pc* bezeichnet ist; ein centrales Gefäss entwickelt sich bei *k*. (Janczewski). — Fig. 238. Die Wurzel eines Keimes von *Capsella bursa pastoris*. *sp* Embryoträger. Für die übrigen Bezeichnungen vergl. den Text. (Hanstein.)

Spross und Wurzel der Phanerogamen stammen ohne Zweifel von Spross und Wurzel der Kryptogamen ab; die Art und Weise des Wachstums dieser letzteren muss also im Laufe der Zeiten zu der der ersteren übergegangen sein. Wie dieser Übergang sich abgespielt hat, wissen wir natürlich nicht; vielleicht aber bieten uns die Verhältnisse bei den Lycopodineen einen Anhaltspunkt. Am Anfang der Reihe steht Selaginella, am höchsten entwickelt sind Lycopodium und Isoëtes; hier schliessen sich weiter fortschreitend die Gymnospermen an, deren Keim noch kurze Zeit mit Scheitelzellen wächst, bald aber sich in seinem Wachstum dem Typus der Dikotylen nähert.

Die in diesem Kapitel niedergelegten Forschungen über das Wachstum wurden 1844 durch den Schweizer Forscher C. Nägeli eingeleitet und später bis auf unsere Zeit durch eine lange Reihe von meist deutschen Forschern fortgeführt, unter welchen besonders Hofmeister hervorzuheben ist; seine bahnbrechenden Arbeiten erschienen in den Jahren 1849 und 1851. Anfangs beschränkten sich diese Untersuchungen fast ausschliesslich auf die Kryptogamen; bei den Phanerogamen stellten sich dem Studium der Anordnung in den Teilungsgeweben derartige Schwierigkeiten in den Weg, dass

man erst nach dem Jahre 1868, nachdem es Hanstein geglückt war, eine brauchbare Methode für die Aufhellung der Gewebe auszuarbeiten, den Bau des Vegetationspunktes kennen lernte.

144. Abgrenzung des Vegetationspunktes. Eine scharfe Abgrenzung des Vegetationspunktes ist in der Natur, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, nirgends zu finden. Ganz allgemein wird man als Vegetationspunkt höchstens das Stück eines Sprosses bezeichnen können, welches oberhalb des obersten Blattes liegt; doch ist auch damit nur eine rein willkürliche Grenze gegeben, welche zudem bei Wurzeln, Thallus oder Blättern mit Spitzenwachstum ganz wegfällt.

Dazu kommt, dass der Ort des intensivsten Wachstums gar nicht an der Spitze des Sprosses oder der Wurzel liegt; es lassen sich im Gegenteil an beiden drei Zonen unterscheiden: 1. der eigentliche Vegetationspunkt (das embryonale Stadium), 2. die Zone der Streckung, in welcher das lebhafteste Wachstum stattfindet, und 3. das hinter dieser Zone liegende ältere Stück, in welchem die innere Ausbildung der einzelnen Zellen und der Dauergewebe sich abspielt (siehe über die Wurzel S. 24; über den Spross S. 29).

145. Schutz des Vegetationspunktes. Da der Vegetationspunkt und die an ihm entstehenden Blattanlagen aus ganz jugendlichen und zartwandigen Zellen bestehen, so sind sie, namentlich gegen Vertrocknen, sehr empfindlich und bedürfen daher besonderer Schutzvorrichtungen. Beim Spross ist für den Schutz des Vegetationspunktes in verschiedener Weise Vorkehrung getroffen, hauptsächlich dadurch, dass die Blätter der Knospe sich immer über die Sprossspitze hinbiegen (Fig. 45); bei vielen Landpflanzen, besonders solchen mit ausgeprägter Winter- oder Trockenperiode, gewähren die Knospenschuppen (S. 62) während der Ruheperiode wirksamen Schutz. Bei bestimmten Pflanzen wird ausserdem der Vegetationspunkt in eine Vertiefung eingesenkt, welche in einigen Fällen mit Schleim erfüllt oder mit Haaren verschlossen ist (Sukkulenten wie Cactus u. a., Fucus, Farne). Auch die Nutation der Sprossspitze (siehe S. 76—77) und das Einrollen der Farnblätter (S. 46) tragen zum Schutze des Vegetationspunktes bei. Die Wurzel, welche der Verdunstung nicht in dem Masse ausgesetzt ist wie der Spross, besitzt in der Wurzelhaube eine wirksame Schutzvorrichtung bei ihrem Vordringen in der Erde.

146. Anlage neuer Organe. Es ist früher bereits erwähnt worden, dass manche Organe tief im Inneren älterer Körperteile, andere an deren Oberfläche angelegt werden. Zu den ersteren (den endogen entstehenden) gehören die Wurzeln (S. 22) sowie einige Adventivknospen (S. 58), zu den zweiten (den exogen entstehenden) gehören typisch alle Sprosse, Blätter und Haare.

Bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzen werden neue Organe in der Weise angelegt, dass eine oberflächlich liegende Zelle sich zur Scheitelzelle ausbildet und in Tätigkeit tritt. Bei den Phanerogamen werden Sprosse und Blätter in der äussersten resp. den äussersten Schichten

unter der Epidermis angelegt, welche ganz passiv durch das Anwachsen des neuen Organs nach aussen vorgewölbt wird und nur durch Teilungen mit antiklinen Wänden sich gegen Zerreissen durch zu weitgehende Ausdehnung schützt (Fig. 236). In seltenen Fällen werden die Blätter zum Teil in der Epidermis angelegt (z. B. Elodea).

Die Anlage der Haare (Trichome und Emergenzen) ist auf S. 114 behandelt worden. Emergenzen sind bei Phanerogamen ihrer Anlage nach nicht von Sprossen oder Blättern zu unterscheiden.

147. Differenzierung der Gewebe. Das vollständig ausgewachsene Organ der höheren Pflanzen besitzt im allgemeinen folgende, nach Bau und Funktion verschiedene Gewebe:

1. ein peripherisches Parenchym, das Hautgewebe, welches sich wiederum in a. primäres und b. sekundäres Hautgewebe teilt;

2. ein strangförmiges und aus langgestreckten Elementen (Prosenchymzellen, Siebröhren, Gefässen usw.) bestehendes Stranggewebe, welches sich nach Bau und Funktion aus a. Leitungsgewebe und b. Festigungsgewebe zusammensetzt;

3. alles, was diese Gewebe verbindet und die Räume zwischen ihnen ausfüllt, besteht im wesentlichen aus Parenchymzellen und kann unter der Bezeichnung Grundgewebe zusammengefasst werden.

Somit baut sich ein Blatt auf aus der Epidermis, dem Blattfleisch (Grundgewebe) und den Blattnerven (Gefässbündelsystem), zu welchen sich noch Festigungsgewebe gesellen kann; ebenso besteht eine Wurzel oder ein Spross aus Epidermis (primär oder sekundär), Grundgewebe und den in einem Centralcylinder angeordneten Gefässbündeln.

Diese Gewebe lassen sich, mehr oder minder scharf abgegrenzt, von den ältesten Teilen bis zu dem aus gleichartigem Urparenchym bestehenden Vegetationspunkt hin verfolgen. Bei den mit Scheitelzelle wachsenden Pflanzenteilen sind grössere Vorbereitungen vonnöten, bevor diese Differenzierung des Urparenchyms in die Erscheinung tritt. Das geschieht in vielen Fällen im Verlaufe einer Reihe von Zellteilungen, welche mit strenger Gesetzmässigkeit nach bestimmtem Schema aufeinander folgen (siehe Fig. 235).

Die erste Zellwand, welche uns in der Abbildung der Wurzel von Pteris cretica (Fig. 235) auffällt, ist die Zellwand *o*; sie begrenzt den Centralcylinder nach aussen hin. Schon vorher aber hat sich das Segment durch eine senkrecht stehende Wand geteilt, welche beinahe radial durch das ungefähr dreikantige Segment geht; in der Figur wird sie nicht sichtbar, da sie in der Ebene der Abbildung liegt. Sie teilt das Segment in eine dreiseitige und eine vierseitige Zelle; ein Querschnitt durch die Wurzel an dieser Stelle muss also sechs Zellen zeigen, von denen drei (die vierseitigen) nach der Mitte zu, die drei anderen nach aussen zu liegen. Durch das Auftreten der vorhin erwähnten, mit *o* bezeichneten Wand entstehen nun sechs kleinere innere und sechs grössere äussere Zellen. Von den ersteren leitet sich der Centralcylinder ab; die letzteren teilen sich nochmals durch die Wand *e*, mit welcher die Trennung zwischen Epidermis und Rinde einsetzt. Nun teilt sich jede der sechs Rindenzellen mit einer periklinen Wand *r*, welche Innen- und Aussenrinde trennt; in beiden Tochterzellen spielen sich sowohl antikline und perikline Teilungen, aber in entgegengesetzter Folge, ab: in der Aussenrinde centrifugal, in der Innenrinde centripetal. Die innerste Schicht der Innenrinde differenziert sich zur Endodermis. Die

innerhalb der Wand *o* liegenden Zellen des Centralcylinders teilen sich erst mit der periklinen Wand *p*, so dass nach aussen zu eine Zellschicht, die äusserste des Centralcylinders, zustande kommt, welche sich gewöhnlich nicht weiter teilt und als Pericykel (Pericambium) bezeichnet wird. Die innerhalb *p* liegenden Zellen setzen den Teilungsprozess vorwiegend durch Einschalten von Längswänden fort; aus diesen Geweben geht der Rest des Centralcylinders mit den eigentlichen Leitungsgeweben der Wurzel hervor.

Die Stränge, welche in den Pflanzen auftreten, sind wesentlich Bastfaser- und Gefässbündelstränge, welche aus sehr langen Zellen oder aus ebensolchen Zellen und Gefässen bestehen. Sie werden in den jungen Pflanzenteilen in Gestalt von Initialsträngen (oder Procambiumsträngen) angelegt, deren Zellen im Querschnitt viel englumiger erscheinen als die Parenchymzellen des umgebenden Grundgewebes (Fig. 239), während sie im Längsschnitt länger sind als diese. Im Gegensatz zu den Zellen des umgebenden Parenchyms, welche sich gleich oft nach allen Richtungen teilen und daher immer die Gestalt der Parenchymzellen behalten, werden die Zellen in den Geweben der künftigen Stränge vorzugsweise der Länge nach geteilt, viel seltener durch Querwände, so dass sie lang und schmal werden. Dazu kommt noch, dass sich die Wände an den beiden Enden im Laufe des Wachstums mehr oder minder schief stellen können. Nach und nach differenzieren sich die Zellen der Initialstränge zu den Zellformen der ausgewachsenen Stränge oder es entwickeln sich aus ihnen Siebröhren oder Holzgefässe (t^1 in Fig. 239).

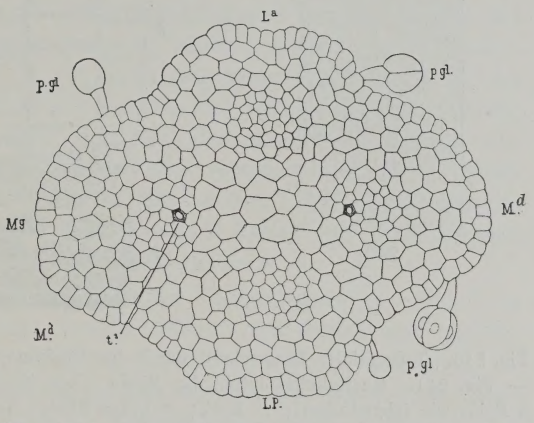
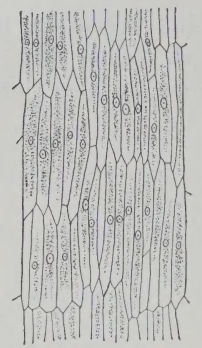


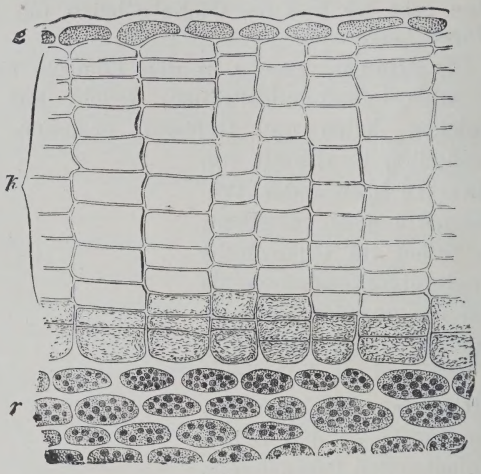
Fig. 239. Querschnitt durch einen jungen Spross von *Urtica dioica*, in welchem vier Initialleistungsstränge angelegt sind; in zweien (*Mg*, *Md*) hat sich bereits die erste Tracheide (t^1) gebildet; *Pgl* Drüsenhaare (ca. $^{380}/_{1}$). (A. Gravis.)

148. Dickenwachstum. Wenn die Parenchymzellen eines Pflanzenteils sich mit Wänden teilen, welche parallel zur Längsachse des Organes stehen, und die jungen Zellen zur vollen Grösse heranwachsen, so muss damit das ganze Organ an Dicke zunehmen. In dieser Weise spielt sich das Dickenwachstum bei allen jungen Wurzeln, Sprossachsen, Blättern und Haaren ab (primäres Dickenwachstum). In bestimmten Fällen aber treten in älteren Geweben, sogar in Dauergeweben (natürlich nur solange sie am Leben sind) Zellschichten auf, deren Aufgabe es ist, durch fortgesetzte Teilungen das Dickenwachstum des Pflanzenteils zu vermitteln. Dieses teilungsfähige Gewebe heisst Cambium; es erscheint namentlich in denjenigen Wurzeln und Sprossachsen, welche stetig in die Dicke wachsen, und ebenso bei jeder Art von Korkbildung.

Die Cambiumzellen sind je nach der Beschaffenheit des zu erzeugenden Gewebes verschieden geformt, entweder langgestreckt, wenn es sich um die Anlage von Bastfasern oder von Leitungsgewebe handelt (Fig. 240), oder parenchymatisch kurz, z. B. im Kork (Fig. 241); für alle Formen des



240



241

Fig. 240. Tangentialer Längsschnitt durch das Cambium von *Urtica dioica* (ca. $^{130}/_{1}$). (Gravis.) — Fig. 241. Querschnitt durch die Rinde eines Zweiges von *Ailanthus glandulosa* ($^{250}/_{1}$). *e* Epidermis (abgestorben); *k* Kork; *r* grüne Rinde, deren Zellwände collenchymatisch verdickt sind. (Prantl.)

Cambium aber ist es charakteristisch, dass die Zellen, ausser dass sie natürlich die allgemeinen Eigenschaften meristematischer Zellen besitzen, ganz regelmässig in Reihen in der Richtung des Dickenwachstums angeordnet sind; dieselbe Ordnung zeigen auch die vom Cambium stammenden Dauergewebe (Fig. 242). Da die Zahl der Zellen in einer bestimmten Richtung vermehrt werden soll, so müssen die Zellen in dieser Richtung wachsen; sobald sie eine gewisse Grösse erreicht haben, teilen sie sich quer durch Wände, welche senkrecht zur Wachstumsrichtung orientiert sind.

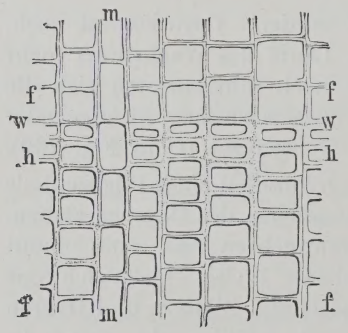


Fig. 242. Querschnitt durch Tannenholz an der Grenze zweier Jahrringe *(w—w)*. *f* Frühjahrsholz; *h* Sommerholz; *m—m* Markstrahlen. (Prantl.)

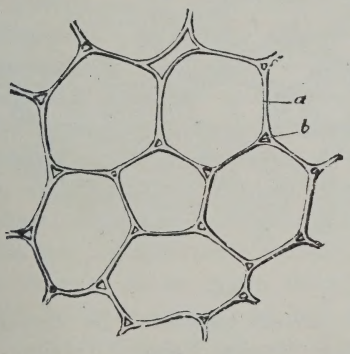
Da das Cambium fast immer in stielrunden Körpern (Wurzeln, Sprossachsen) vorkommt, so werden die gebildeten Zellreihen radial (antiklin) verlaufen, wie es am deutlichsten ein Querschnitt durch das betreffende Organ zeigt, während die bei den Teilungen auftretenden Zellwände tangential (periklin) stehen. In jeder radialen Reihe von Zellen, welche man in Anbetracht ihrer Jugend zum Cambium rechnen kann, machen sich jedoch bald Altersunterschiede zwischen den Zellen

bemerkbar, und oft ist, wie im Korkcambium, nur eine einzige Zelle in jeder Reihe teilungsfähig. Da die teilungsfähigen Zellen aller Reihen neben einander in einem geschlossenen Kreise liegen, so resultiert daraus ein einschichtiger Verdickungsring oder Cambiumring (siehe die zweitinnerste Zellschicht im Kork, Fig. 241).

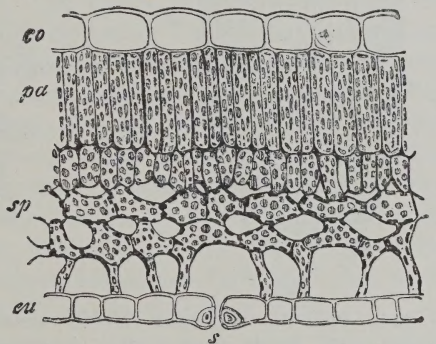
Kap. 24. Intercellularräume.

149. Intercellularräume. Zwischen den Zellen ausgewachsener Gewebe findet man oft Lücken, welche als Intercellularräume bezeichnet werden; sie können auf zwei Arten zustande kommen, einmal nämlich, in den allermeisten Fällen, schizogen[1]), d. h. die Zellmembranen spalten sich in der Mitte, so dass die Zellen voneinander getrennt werden, oder zweitens lysigen[2]), d. h. die Zellwände lösen sich auf oder zerreissen, so dass also die benachbarten Zellräume selbst miteinander verschmelzen. Der Inhalt der Intercellularräume ist sehr verschieden; die meisten führen Luft, manche Harz, Gummi und andere Sekrete. Wir sprechen daher von luftführenden Intercellularräumen und intercellularen Sekretbehältern.

150. Luftführende Intercellularräume finden sich vor allem in dünnwandigem parenchymatischem Gewebe (Mark und Rinde der Sprossachsen, Blattfleisch, in fleischigen Früchten u. dergl.). An den Ecken, wo drei oder vier Zellen zusammenstossen, spalten sich die Zellwände und treten



243



244

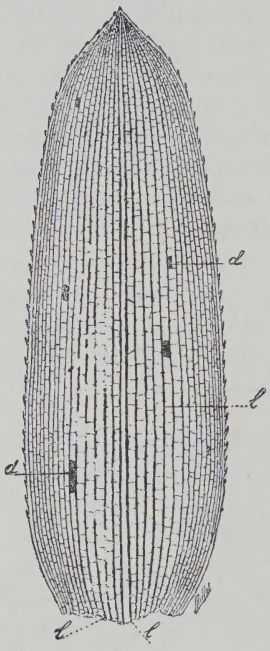
Fig. 243. Aus einem Kohlstengel. *a* Zellwände; *b* Intercellularräume (meist dreieckig). (Schleiden.) — Fig. 244. Querschnitt durch ein Buchenblatt (350/1). *co* Epidermis der Oberseite; *pa* Palissadenparenchym; *sp* Schwammparenchym; *eu* Epidermis der Unterseite; *s* Spaltöffnung. (Prantl.)

auseinander; sie wölben sich sehr oft gegen den entstehenden Intercellularraum zu vor, so dass die Zellräume selbst sich abrunden (Fig. 243 oben, 246). Treten nun, wie es in der Regel der Fall ist, zwischen allen Zellen eines ganzen Gewebes Intercellularräume auf, so ergibt sich daraus ein zusammenhängendes, reich verzweigtes System von drei- oder vierkantigen,

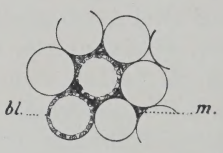
[1]) σχίζω ich spalte.
[2]) λύω ich löse auf.

engen, lufterfüllten Röhren. Schon in ganz jungen Pflanzenteilen, selbst in Meristemen unterhalb des eigentlichen Vegetationspunktes, sieht man solche lufterfüllte und daher unter dem Mikroskope dunkel erscheinende Spalten (Fig. 236, 245).

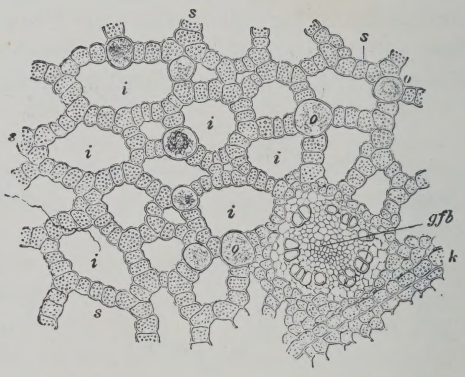
Diese Luftkanäle vergrössern die Oberfläche der luftumspülten Teile der Pflanze ganz bedeutend, und da sie durch die später noch zu besprechenden Spaltöffnungen in direkter Verbindung mit der Atmosphäre stehen, so spielen sie eine sehr wichtige Rolle bei der Durchlüftung der Pflanze (Aufnahme und Abgabe von Sauerstoff und Kohlensäure, Abgabe von Wasserdampf).



245



246



247

Fig. 245. Blatt der Wasserpest *(Elodea canadensis)*, schwach vergrössert. Die Luftkanäle erscheinen als dunkle Streifen *(l)*; *d* abgestorbene Partien im Blatte. (Devaux.) — Fig. 246. Palissadenzellen im Querschnitt. *m* Intercellularräume; *bl* Chlorophyllkörner. (W. Johannsen.) — Fig. 247. Querschnitt durch das Rhizom von *Acorus Calamus*. *k* Endodermis; *s* stärkeführendes Parenchym; *i* Intercellularräume; *o* Ölzellen; *gfb* Gefässbündel (perihadromatisch). (Tschirch.)

In vielen Fällen bedarf indessen die Pflanze grösserer Lufträume; es werden also die ursprünglich engen Intercellularräume erweitert. Diese Erweiterung geschieht hauptsächlich auf zweierlei Arten. Meist genügt das Wachstum der umgebenden Zellen, welche Fortsätze aussenden oder unregelmässig sternförmig werden, so dass sie nur noch mit den Fortsätzen zusammenhängen; solchen Formen begegnen wir im Schwammparenchym der Laubblätter (Fig. 244), im Sternparenchym bei Juncusarten, bei Scirpus lacuster und anderen Sumpfpflanzen.

Bei anderen Pflanzen, besonders Wasser- und Sumpfpflanzen, wird eine noch bedeutendere Erweiterung der Luftkanäle dadurch erzielt, dass auch die Zahl der die ursprünglichen Intercellularräume begrenzenden Zellen durch Teilung vermehrt wird; so entstehen grosse Lufträume, welche voneinander durch Wände von der Dicke einer bis mehrerer Zellschichten getrennt sind (Fig. 247). Durch Auflösung oder Zerreissen von Zellen können solche Räume noch mehr erweitert werden (hohle Stengel bei Gräsern, Umbelliferen, Equisetum usw.). Zur Erhöhung der Festigkeit werden solche grossen Lufträume in kurzen Abständen durch Querwände (Diaphragmen) abgeteilt; Blätter und Sprossachsen von Wasser- und Sumpfpflanzen erscheinen daher auch dem blossen Auge gekammert.

Nicht selten treten Idioblasten in den Wänden der Lufträume auf. Bei vielen Nymphaeaceen sind sie sternförmig verzweigt, und ihre Wände führen Kristalle. Bei einigen Araceen, Rhizophora u. a. sind sie H-förmig verzweigt und erinnern an Bastfasern. Die Aufgabe dieser Idioblasten mag wohl darin bestehen, die Luftgänge offen zu halten; dagegen sind wir im Unklaren über die Funktionen anderer Idioblasten, welche mehr oder weniger Drüsenhaaren gleichen, z. B. bei Aspidium Filix mas.

Die Dimensionen der Lufträume stehen in Beziehung zu den oekologischen Verhältnissen der Pflanze, da sie ja, wie wir gesehen haben, die der Luft zugängliche Oberfläche der Pflanze bedeutend vergrössern. Je trockener Klima und Boden sind, je grösser also auch die Gefahr zu grosser Verdunstung und damit des Welkens der Pflanze ist, um so enger werden die Lufträume; an feuchten, schattigen Standorten ist die Gefahr des Vertrocknens geringer, und damit erweitern sich auch die Lufträume. Die grössten Dimensionen erreichen sie bei Wasser- und Sumpfpflanzen. Hier sollen sie erstens der Pflanze ermöglichen, sich im Wasser schwebend zu halten (einige Algen besitzen besondere grosse Luftblasen als Schwimmapparate, z. B. der Sargassotang, Fig. 23, der Blasentang, Halidrys siliquosa u. a.). Zweitens bieten sie den vom Wasser oder wasserreichem Boden, also von luftarmen Medien eingeschlossenen Pflanzenteilen einen gewissen Ersatz für die atmosphärische Luft; sie bilden innere Luftbehälter, mit deren Hilfe der Luftaustausch vor sich gehen kann. Durch die meterlangen Stiele der Seerosenblätter gehen solche zusammenhängenden Luftgänge von einem Ende bis zum andern, so dass man Luft durch sie blasen kann.

151. Intercellulare Sekretbehälter entstehen meist nur durch Spaltung der Zellmembranen, ohne dass diese letzteren aufgelöst werden, also schizogen; indessen kommt auch lysigene Bildung sowie eine Kombination beider Entstehungsarten vor.

Manche intercellulare Sekretbehälter sind kugelrund; treten sie in Blättern auf, so erscheinen sie im durchfallenden Licht als kleine durchsichtige Punkte (Drüsen), da an solchen Stellen natürlich weniger Raum für chlorophyllhaltige Zellschichten bleibt als an drüsenfreien Partien; solche mit ätherischen Ölen erfüllte Drüsen sind häufig bei Hypericum (Fig. 248), bei der Myrte, Citrus, Ruta u. a. Andere sekretführende Räume nehmen die Form von oft sehr langen und verzweigten Gängen an, welche bisweilen ähnliche netzartige Röhrensysteme bilden wie die Milchgefässe

(siehe S. 188); derartigen Sekretbehältern begegnen wir bei den Nadelhölzern (Harz), in der Familie der Umbelliferen (Gummiharz von Ferula scorodosma und anderen Arten), bei Hedera, bei Pflanzen aus der Familie der Korbblüter (Compositen) usw. Die Sekrete selbst können sehr verschiedenartiger Natur sein (ätherische Öle, Harz, Balsam, Gummiharz, Gummi und andere, oft schwer bestimmbare Stoffe).

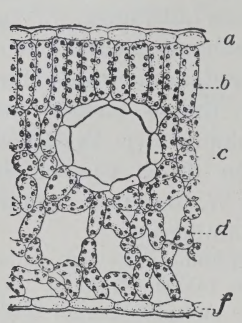


Fig. 248. Querschnitt durch ein Blatt von *Hypericum*. *a* und *f* Epidermis der Ober- resp. der Unterseite; *b* Palissadenparenchym; *d* Schwammparenchym; *c* Öldrüse mit einer Schicht von Sekretzellen ($^{100}/_{1}$). (Belzung.)

Die schizogenen Sekretbehälter verdanken ihre Entstehung einer Spaltung der Zellwände, werden aber durch Wachstum und Teilung der angrenzenden Zellen vergrössert; sie sind mit einer Schicht dünnwandiger secernierender Zellen (Epithelzellen) ausgekleidet, welche nach Form und Inhalt sich von den Zellen ihrer Umgebung unterscheiden (Fig. 248, 249, 250). Meist strecken sich diese Epithelzellen tangential um den im Querschnitt ungefähr kreisförmigen Sekretraum und wölben sich in diesen ein wenig vor; in einigen Fällen wird dieses Epithel selbst noch von einer besonderen Scheide von dickwandigen Zellen umgeben, deren Aufgabe darin besteht, dem Epithel Halt und Schutz zu gewähren (Fig. 250). Schizogene Sekretbehälter treffen wir bei Umbelliferen, Araliaceen, Compositen, Cycadeen, Guttiferen, Myrtaceen usf.

Die lysigenen, ätherische Öle und Harz führenden Sekretbehälter entstehen gewöhnlich folgendermassen: In einer Gruppe von Zellen (Fig. 251 *B*) erscheinen kleine Sekretkugeln; darauf beginnen die Zellmembranen zwischen

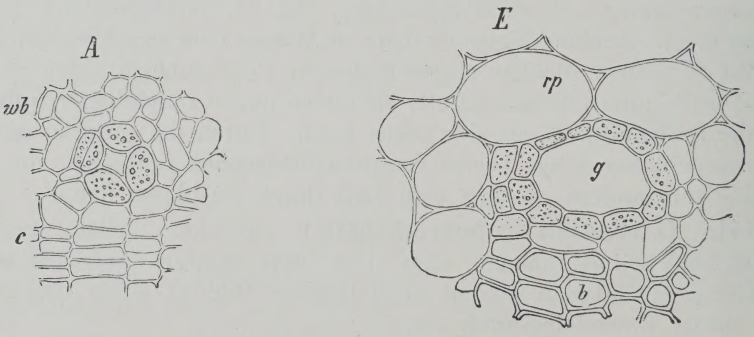


Fig. 249. Gangförmige Sekretionsorgane in einem Zweige von *Hedera Helix* (Epheu) ($^{800}/_{1}$). *A* ein jüngerer Gang im Siebteil *(wb)* dicht am Cambium *C*. *E* ein älterer Gang zwischen dem Rindenparenchym *rp* und dem Bast *b*. (Sachs.)

den mittleren Zellen der Gruppe mit der Auflösung. Dieser Auflösungsprozess ergreift auch die benachbarten Zellen, bis endlich ein grösserer, regelmässiger oder unregelmässiger Raum zustande kommt (Fig. 251 *C*, 252 *b*). Die lysigenen Sekretbehälter besitzen daher niemals ein Epithel; sie sind von Resten der aufgelösten Zellmembranen unregelmässig eingefasst (Fig. 252 *b*).

Zu den lysigenen Bildungen gehören die inneren Drüsen bei Citrus, Ruta und anderen Rutaceen, die Gummihöhlen der Acacien, der Amygdalaceen und der Astragalusarten (Traganth). Die Bildung der Drüsen von Hypericum (Fig. 248) beginnt schizogen, kann aber lysigen enden; der gleiche Vorgang kommt auch in anderen Fällen vor. Bei verschiedenen

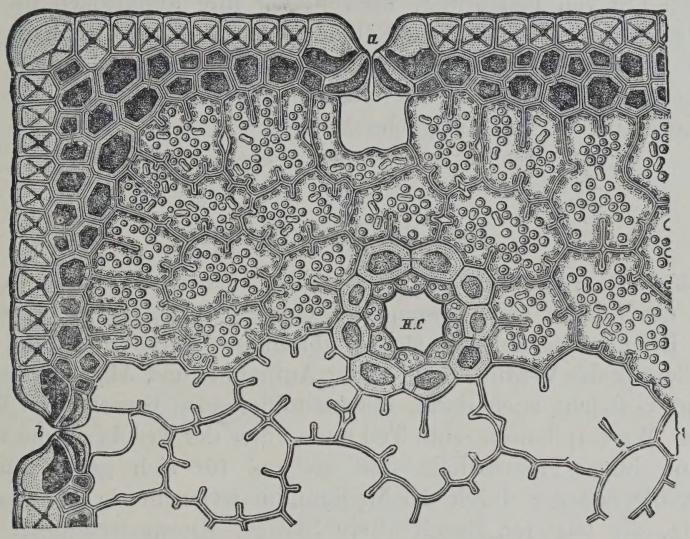
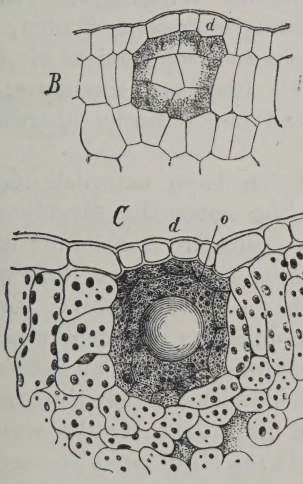
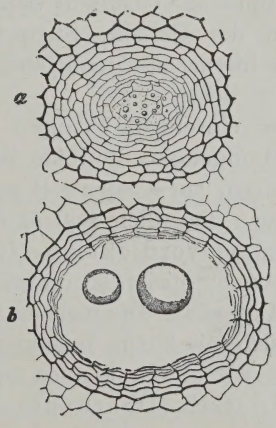


Fig. 250. Teil eines Querschnittes durch eine Kiefernnadel *(Pinus Laricio)*. *a—b* Spaltöffnungen; *HC* Harzkanal. In den unteren Zellen sind die Chlorophyllkörner weggelassen. (Kny.)



251



252

Fig. 251. Öldrüsen auf dem Blatte von *Dictamnus Fraxinella*. *B* jüngere Drüse (die Mutterzellen *c* der Drüse sind noch vorhanden); *C* ältere Drüse, deren Wände zum Teil aufgelöst sind; *o* ein grosser Öltropfen; *d* Zellschicht, welche die Drüse nach aussen hin überdeckt. (Sachs.) — Fig. 252. Lysigene Öldrüsen von *Citrus vulgaris*; *a* aus einer ganz jungen Frucht (die Zellwände sind in der Auflösung begriffen); *b* aus einer reifen Frucht. (Tschirch.)

Pflanzen haben die inneren Drüsen besondere Entleerungsapparate; an histologisch präformierten Stellen entstehen Ausführungsspalten, durch welche die Entleerung stattfindet, wenn äussere Eingriffe mitwirken (wenn z. B. das Blatt gebogen wird) (Haberlandt, Porsch).

Die Sekrete sind für die Pflanze offenbar nach den verschiedensten Richtungen hin von Bedeutung, wiewohl wir ihre Funktionen im einzelnen nur wenig kennen. In manchen Fällen mögen sie als Verschluss und Heilmittel bei Verwundungen dienen und damit Fäulnis hintanhalten; wird die Pflanze beschädigt, so treten die Sekrete aus und erstarren zu einer für Wasser und Luft undurchdringliche Masse.

Kap. 25. Hautgewebe.

152. Die Aufgaben des Hautgewebes liegen besonders in der Abgrenzung der Pflanze nach aussen, im Schutze der Organe z. B. gegen allzu intensive Beleuchtung und zu starke Abkühlung durch Strahlung usw., in der Regulierung der Verdunstung, in der Aufnahme und Abgabe verschiedener Stoffe und vielleicht auch darin, die assimilierenden Gewebe mit Wasser zu versorgen. Wasserpflanzen, zum Teil auch unter der Erdoberfläche wachsende sowie ganz junge Pflanzenteile sind an und für sich gegen Austrocknen geschützt, die ersteren durch das Medium, in welchem sie wachsen, Wasser resp. Erde, die letzteren durch ältere Blätter, Knospenschuppen u. dergl., und entwickeln daher nur schwaches Hautgewebe. Je mehr aber die oberirdischen, in der Luft frei entfalteten Organe der Wirkung von Hitze und Trockenheit und damit gesteigerter Verdunstung ausgesetzt werden, um so derber muss die Oberhaut werden. Vorzügliche Beispiele finden wir bei den Pflanzen der Heiden, Steppen und anderen trockenen Standorte; ferner gehören hierher alle mehrjährigen Sprossachsen und Wurzeln, überwinternde Blätter u. dergl.

Bei einzelligen Pflanzen und Pflanzenteilen kann natürlich nicht von einem Hautgewebe die Rede sein; die auch hier notwendige Regulierung der Beziehungen zur Aussenwelt geschieht durch besondere Ausbildung der Zellmembran. Bei allen Pollenkörnern und Sporen mit längerer Ruhezeit wird die Membran verdickt und in zwei Schichten differenziert, von denen die äussere cutinisiert ist und daher auf die Verdunstung hemmend wirkt (siehe § 154, Cuticula). Die meisten Pflanzen von complicierterem Bau indessen umgeben sich mit einem besonderen Hautgewebe, welches schon ganz frühzeitig angelegt wird. Wir können unterscheiden a. primäres Hautgewebe oder die Epidermis (Oberhaut) und b. sekundäres Hautgewebe oder Kork.

153. Die Epidermis (Oberhaut) besteht in der Regel aus einer einzigen Schicht von flachen, lückenlos eng aneinanderschliessenden Zellen (Fig. 244, 248).

An vorwiegend langgestreckten Pflanzenteilen erscheinen auch die Epidermiszellen in der Aufsicht langgestreckt rechteckig, z. B. an den

Blättern und Sprossachsen der Monokotylen; an Pflanzenteilen dagegen, welche ein lebhaftes Wachstum hinter sich haben, aber eine vorherrschende Wuchsrichtung nicht erkennen lassen, zeigen die Epidermiszellen in der Aufsicht ungefähr gleiche Dimensionen nach allen Seiten. Die seitlichen Membranen sind sehr häufig gewellt (Fig. 253, 266). Über den Nerven oder Strängen von Festigungsgewebe sind die Epidermiszellen länger gestreckt als über assimilierendem Gewebe. Bei Gräsern treten in der Epidermis sehr oft nebeneinander lange und kurze Zellen (Zwergzellen) auf.

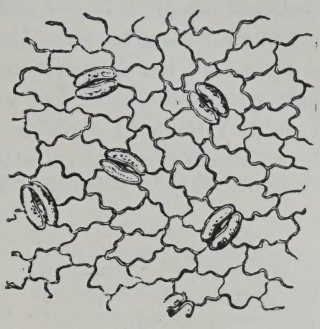


Fig. 253. Epidermis mit welligen Zellwänden und Spaltöffnungen.

154. Die **Aussenwand der Epidermiszellen** ist fast immer dicker als die übrigen Wände; sie trägt auf ihrer äusseren Seite die Cuticula, ein dünnes, über die ganze Epidermis ausgebreitetes, zusammenhängendes und, wie es scheint, strukturloses Häutchen (Fig. 254 *B c*) von korkartiger Natur (siehe S. 167). Die Cuticula ist vielleicht mit Fettstoffen durchtränkt; sie ist z. B. gegen Schwefelsäure widerstandsfähig, während der übrige Teil der Zellwand aufgelöst wird. Bei Wasserpflanzen und anderen, in feuchter Luft wachsenden Pflanzen sowie an sehr vergänglichen Pflanzenteilen bleibt die Cuticula ganz dünn; solche Pflanzenteile verwelken in kurzer Zeit. Ebenso haben jüngere, in der Erde wachsende Teile des Pflanzenkörpers nur eine dünne Cuticula. Die Bewohner besonders trockener Standorte (Wüstenpflanzen, Epiphyten u. a.) und immergrüne Pflanzen sind dagegen oft mit einer sehr dicken Cuticula ausgestattet; die Verdunstung kann dadurch noch weiter herabgestimmt werden, dass die unter der Cuticula liegenden Schichten der Epidermiszellmembranen mehr oder minder cutinisieren (Cuticularschichten). Gelegentlich erstreckt sich die Cutinisierung sogar auf die Seitenwände, selten jedoch bis auf die Innenwände.

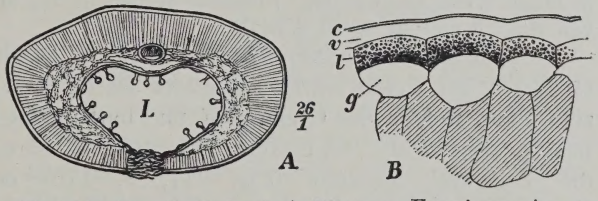


Fig. 254. Querschnitt durch ein Blatt von *Empetrum nigrum*. *A*. *L* der grosse Luftraum mit Drüsenhaaren und vorragenden Spaltöffnungen. *B* ein Stück von *A* in stärkerer Vergrösserung; *c* Cuticula; *v* Aussenwand der Epidermiszellen; *l* Zelllumen; *g* verschleimte Innenwand. (E. Warming.)

Wachsschichten. Bei vielen Pflanzen wird Wachs (d. i. meist ein Gemenge von Fett und Harz) als bläulicher Reif ausgeschieden, welcher den Pflanzenteilen äusserlich aufliegt und sich leicht abreiben lässt (Pflaumen, Kohl, Weintrauben, Wachskürbis u. a.). Das Wachs ist eng mit der Cuticula und den cutinisierten Schichten verbunden und macht das betreffende Organ unbenetzbar; Wassertropfen erscheinen auf den mit Wachs überzogenen Blättern als silberglänzende Kugeln, da zwischen Wachs und Wassertropfen eine

Luftschicht hängen bleibt, und der Regen fliesst leicht vom Blatte ab. Wachsschichten setzen auch die Verdunstung herab; experimentell hat man nachweisen können, dass Blätter, deren Wachs abgerieben wurde, schneller welkten als Blätter der gleichen Art mit intakter Wachsschicht unter sonst gleichen Bedingungen. Das Wachs wird von den Epidermiszellen auf der Aussenseite der Cuticula abgeschieden; wird der Wachsüberzug durch Reiben entfernt, so kann er bei vielen Pflanzen aufs neue gebildet werden. Durch feuchte Luft wird die Wachsbildung gehemmt, durch trockene Luft gefördert.

Das Wachs tritt entweder a. in den meisten Fällen in Gestalt kleiner, in einer einfachen Schicht nebeneinander liegenden Körnchen auf oder b. in Form senkrecht gestellter, langer dünner, meist gekrümmter Stäbchen (Fig. 255) oder endlich c. in Gestalt dünner oder dickerer Krusten oder Platten, welche eine ganz gleichmässige durchsichtige Glasur auf der Oberfläche des Organs bilden. Einige südamerikanische Palmen (Copernicia cerifera, Ceroxylon andicola) bilden Wachskrusten von mehreren Millimeter Dicke (Pflanzenwachs).

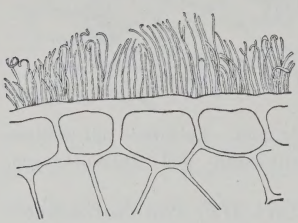


Fig. 255. Wachsbildungen auf Zuckerrohr. (Strasburger.)

Oft werden auch harz- oder gummiartige Stoffe, namentlich auf Blättern ausgeschieden (sog. lackierte Blätter); solche Überzüge haben ebenso wie Wachs die Eigenschaft, die Verdunstung herabzusetzen. Besonders junge Blätter und viele Knospenschuppen sind in dieser Weise ausgestattet. Indessen werden in den allermeisten Fällen diese Stoffe von Haaren erzeugt (siehe S. 211).

Verdickte Aussenwände dienen auch zur Versteifung der Organe; bei vielen ledrigen Blättern ist es eben die Dicke der Epidermiszellwände, welche das Organ steif und hart macht (Ilex Aquifolium, Kiefernnadeln [Fig. 250], Empetrum [Fig. 254 *B*] u. a.). Manchmal werden in die Zellwand Kristalle (Fig. 217, S. 170) oder Kieselsäure (S. 169) eingelagert, welche vielleicht die versteifende Rolle der Epidermis unterstützen; gleichzeitig werden dadurch die Organe weniger den Angriffen aus der Tierwelt ausgesetzt. Der oben erwähnte wellige Bau der Seitenwände wirkt übrigens gleichfalls bei der Festigung der Organe mit, da solche Zellen sich weniger leicht zusammendrücken lassen; diese Einrichtung ist offenbar von besonderer Wichtigkeit bei vielen Kronblättern.

155. Inhalt der Epidermiszellen. Die Oberhaut als Wassergewebe. Im Zusammenhang mit der physiologischen Bedeutung der Epidermiszellen steht es, dass ihre Innen- und Seitenwände in der Regel ganz dünn sind. Chlorophyllkörner sind in der Epidermis selten, doch kommen sie bei Wasserpflanzen und bei Schattenpflanzen vor (Farne u. a.). In der Regel ist also die Epidermis kein Assimilationsgewebe; nur in den Schliesszellen der Spaltöffnungen fehlen die Chlorophyllkörner nie. Im übrigen besteht der Inhalt der Epidermiszellen aus farblosem, von einer dünnen Protoplasmaschicht eingeschlossenem Zellsaft. Leucoplasten sind nicht selten; der Zellsaft ist häufig durch Anthocyan gefärbt, welches vielleicht dazu dient, die tieferliegenden grünen Zellen gegen zu intensive Belichtung zu schützen, oder auch möglicherweise eine Wärmesteigerung hervorbringt (es findet sich vorzugsweise bei Frühjahrspflanzen und in ganz jungen Trieben sowie im herbstlichen Laub).

Zu den Aufgaben der farblosen Epidermis gehört wohl auch, als Wassergewebe zu fungieren, welches das Assimilationsgewebe mit Wasser versorgen kann, wenn solches von innen heraus nicht in genügender Menge beigeschafft wird. Alle Zellen der Epidermis müssen also zu einem zusammenhängenden Gewebe mit freiem Verkehr von Zelle zu Zelle verbunden sein; daher sind die Seitenwände dünn und nicht cutinisiert, so dass sie für Wasser leicht permeabel sind.

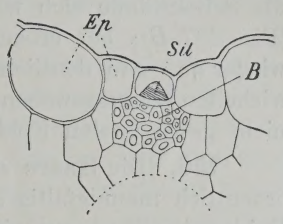


Fig. 256. In der Epidermis *Ep* von *Cyperus alternifolius* steht eine „Kegelzelle" vor einem Baststrang *B*. (Westermaier.)

Den an die Epidermis grenzenden Baststrängen einer Reihe von Cyperaceen vorgelagert finden sich oft stark verkieselte kegelförmige Vorsprünge der Innenwand (Fig. 256 Sil.); Westermaier hat die Vermutung ausgesprochen, dass hierdurch einem Zusammenfallen der Oberhautzellen beim Vertrocknen und der damit verbundenen Störung der Continuität derselben vorgebeugt werden soll.

In besonderen Fällen, wenn die Anforderungen an das Hautgewebe ungewöhnlich gross sind, wie z. B. bei Wüstenpflanzen, Epiphyten und anderen Bewohnern trockener Standorte, kann das Wassergewebe verstärkt werden. So können sich einzelne Epidermiszellen als besondere Wasserzellen blasenförmig nach aussen vorwölben, deren Wasser in Zeiten der Not verwertet wird (z. B. Wasserblasen des Eiskrautes, Mesembryanthemum cristallinum); in anderen Fällen verschleimen die Innenwände und schwellen zu linsenförmigen Wasserbehältern an (z. B. bei Empetrum, Fig. 254 *B*, bei vielen Heidepflanzen u. a.). Die Verstärkung des Wassergewebes kann auch dadurch erreicht werden, dass in den Epidermiszellen parallel zur Oberfläche neue Wände auftreten: die Epidermis wird mehrschichtig (z. B. Ficus elastica, Begonia-Arten, Peperomia, Fig. 257 u. a.). Die Zellen eines solchen Wassergewebes bilden demnach senkrecht zur Oberfläche stehende Reihen. Endlich kann auch das unter der Epidermis liegende Gewebe ähnliche Eigenschaften annehmen wie diese selbst; ein solches Gewebe heisst Hypoderm (*ὑπό* unter; *δέρμα* Haut). Beispiele für das Vorkommen von Hypoderm finden wir bei Nerium (Fig. 272 *c*), bei der Kiefer (Fig. 250), Ilex und vielen andern. (Ob das Hypoderm unter allen Umständen der Vermehrung des Wassergewebes dient, ist zweifelhaft.)

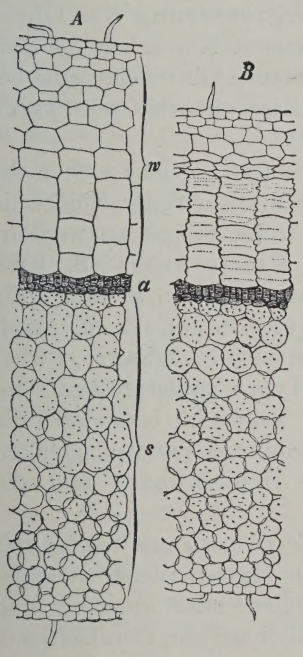


Fig. 257. Querschnitt durch ein Blatt von *Peperomia*. *A* von einem frischen Blatte; *B* von einem abgeschnittenen Blatte, welches vier Tage bei 18—20° C. transpiriert hat; das Wassergewebe ist geschrumpft. *w* Wassergewebe; *a* Assimilationsgewebe; *s* Schwammparenchym. (Haberlandt.)

Die Elemente des echten Wassergewebes sind lebende, sehr dünnwandige

und farblose Zellen, welche ohne Zwischenräume eng aneinander schliessen. Wassergewebe liegen vorzugsweise auf der Blattoberseite, wo sie den assimilierenden Geweben den ausgiebigsten Schutz gegen allzu intensives Sonnenlicht gewähren können. Tritt Wassermangel ein, so geben die Zellen an das Assimilationsgewebe Wasser ab und collabieren, indem die Seitenwände sich wie die Seitenleder eines Blasebalges in Falten legen (Fig. 257 *B*); bei erneuter Wasserzufuhr nehmen sie ihre frühere Gestalt wieder an. Am deutlichsten wird dieser Vorgang natürlich bei mächtig entwickelten Wassergeweben (wie in Fig. 257); er lässt sich aber auch bei dickeren, nicht geschichteten Epidermen beobachten.

156. Die **Haare** sind, wie auf S. 114 besprochen, Körper von ausserordentlich mannigfaltigen Formen; sie gehen in den meisten Fällen aus den Epidermiszellen hervor, in anderen entstehen sie sowohl aus diesen als auch aus tieferliegenden Zellschichten. Es gibt einzellige Haare (Fig. 258), doch sind die meisten vielzellig; in einigen Fällen sind sie sogar mit Leitungssträngen ausgestattet (Fig. 263). Ihre Aufgaben sind sehr verschiedener Art; im grossen und ganzen unterstützen sie die Funktionen anderer Organe. So fördern viele Haare nach dem Prinzipe der Vergrösserung der Oberfläche die Tätigkeit der Epidermis; die Wurzelhaare z. B. machen die aufsaugende und secernierende Oberfläche ganz bedeutend grösser, als diese ohne sie sein würde (Fig. 258; siehe S. 26).

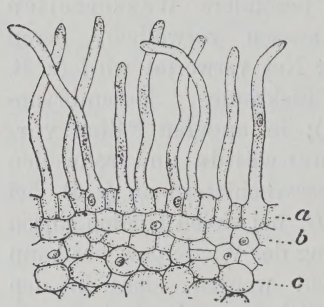


Fig. 258. Epidermis mit Wurzelhaaren *(a)*, das spätere Exoderm *(b)*, und Rindenparenchym *(c)* einer jungen Wurzel ($^{100}/_{1}$). (Belzung.)

Andere Haarbildungen, welche sich nicht an den spezifischen Funktionen der Epidermis beteiligen, sind bereits früher besprochen worden; hierher gehören die Kletterhaare (S. 103), Haftorgane (Hafthaare, Hapteren, S. 99 u. 100), Brennhaare, Borsten, Stacheln u. dergl. (S. 111). Später werden auch Flughaare, Fühlborsten und andere Typen zu besprechen sein.

Zu den Haaren, welche im besonderen die Funktionen der Epidermis unterstützen, gehören die Deckhaare, die Drüsenhaare und die Saughaare.

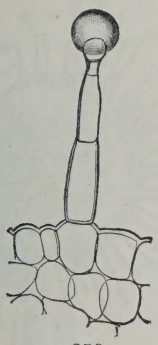
Die Deckhaare sterben frühzeitig ab; sie führen als Inhalt Luft und erscheinen daher weiss. Ein von solchen Haaren dicht bedeckter Pflanzenteil erhält ein graues, weisses oder silberglänzendes Äussere; man spricht von filzigen, spinnwebenartig behaarten, schildhaarigen, sternhaarigen, seidenhaarigen, wollig behaarten Pflanzenteilen usf., je nach der Beschaffenheit der Bekleidung (vergl. im übrigen die Terminologie im Register). Die Deckhaare erscheinen unter mannigfaltigen Formen: das Sternhaar trägt auf kurzem Stiel eine Anzahl von sternförmig ausgebreiteten Strahlen (Cruciferen, Malvaceen); das Schildhaar tritt in Gestalt kleiner runder Schuppen auf, welche mit ihrer Unterseite auf einem kurzen Stiel befestigt sind. Der silbrige Glanz der Blätter des Sanddorns (Hippophaë), der Ölweide (Elaeagnus)

und des Olivenbaumes beruht auf einer dichten Bekleidung mit Schildhaaren.

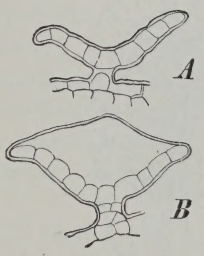
Hier mag noch Erwähnung finden, dass die Epidermis auch auf andere Weise der Pflanze ein glänzendes Aussehen verleihen kann; der Samtglanz vieler Kronblätter (Veilchen usw.) und Laubblätter (Marantaceen) kommt durch Lichtbrechung in kegelförmigen Ausstülpungen der Epidermiszellen zustande.

Die Gegenwart von Luft in und zwischen den Deckhaaren macht diese zu schlechten Wärmeleitern. Sie wirken hemmend auf die Verdunstung durch die Schwierigkeit, mit welcher die Luft durch die Haardecke nach aussen dringt; ebenso schützen sie gegen Abkühlung durch Strahlung, gegen plötzliche Temperaturwechsel und gegen zu intensive Insolation. Dementsprechend finden wir Pflanzen mit dichter Haardecke besonders verbreitet in der Wüste und ähnlichen der Sonne ausgesetzten, trockenen Standorten (Gnaphalium-Arten, Antennaria dioica u. a.). Im Zusammenhang damit steht auch, dass junge Triebe oft viel reicher behaart sind als ältere, wie sich z. B. an der Buche oder der Rosskastanie leicht feststellen lässt (Fig. 94, S. 61).

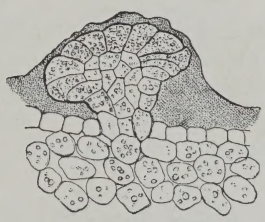
Drüsenhaare sind Sekretionsorgane; sie tragen meist auf einem Stiel ein Köpfchen, welches das flüssige Sekret absondert. Sowohl Köpfchen als Stiel können bei verschiedenen Pflanzen sehr mannigfaltige Formen annehmen (Fig. 239, 259, 260, 261); auch die ausgeschiedenen Stoffe sind ganz verschiedener, im übrigen wenig bekannter Natur (Harz,



259



260



261

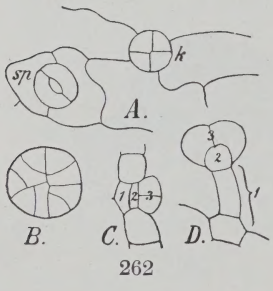
Drüsenhaare. Fig. 259. Von *Primula sinensis* mit einem Sekrettropfen auf dem Köpfchen ($^{142}/_{1}$). (de Bary.) — Fig. 260. Von *Humulus* im Längsschnitt (Lupulin); *A* vor Auftreten des Sekretes; *B* das Sekret hat die Cuticula aufgehoben ($^{142}/_{1}$). (de Bary.) — Fig. 261. Von den Knospenschuppen der Rosskastanie; das Drüsenhaar ist in Sekret eingebettet (vergl. Fig. 101, oben). (Strasburger.)

Gummi, Gummiharz, Balsam, ätherische Öle, Zucker usw.). In manchen Fällen tritt der abzusondernde Stoff vorerst im Zellraume des Köpfchens selbst auf und diffundiert dann nach aussen; häufiger aber erscheint er in der Zellwand, besonders unmittelbar unter der Cuticula, welche blasenartig abgehoben und zuletzt gesprengt wird, so dass das Sekret sich über die Oberfläche des Drüsenhaares ergiesst (Fig. 260; siehe auch S. 154 u. 208).

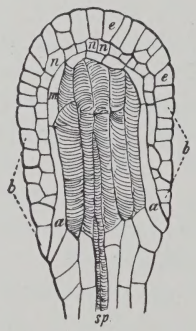
Der Nutzen der Sekrete für die Pflanze ist offenbar sehr mannigfaltig. In einigen Fällen dienen sie wohl dazu, kriechende Insekten von den Blüten fernzuhalten, z. B. bei Viscaria u. a.; in anderen Fällen schützen sie die zarten Teile der Knospen und jungen Triebe gegen zu starke Verdunstung, z. B. bei den Knospen der Rosskastanie und der Polygonaceen, den Blättern von Viola odorata und der Erle, der Birke, der Haselnuss. Drüsenhaare mit stark riechenden flüchtigen Ölen sind besonders bei den Labiaten (Salvia, Pfefferminz, Lavendel, Rosmarin usw.) und den Compositen (Anthemis, Matricaria, Tanacetum, Artemisia usw.) reich vertreten; über ihre physiologische Bedeutung ist nichts Sicheres bekannt (vergl. S. 154).

Die unter verschiedenen Formen auftretenden Drüsen, welche zuckerhaltige Flüssigkeiten ausscheiden, bezeichnet man als Nektarien; wir unterscheiden florale (oder nuptiale), welche auf Blüten beschränkt sind und Insekten zur Blütenbestäubung anlocken, von extrafloralen (extranuptialen) Nektarien, welche ausserhalb der Blüten, z. B. an den Achselblättern einiger Vicia-Arten, an den Blattstielen von Ricinus, verschiedenen Arten von Prunus, Convolvulaceen u. a. auftreten. Im letzteren Falle handelt es sich um die Anlockung von Ameisen, welche den Schutz der Pflanze gegen die Angriffe anderer Tiere übernehmen.

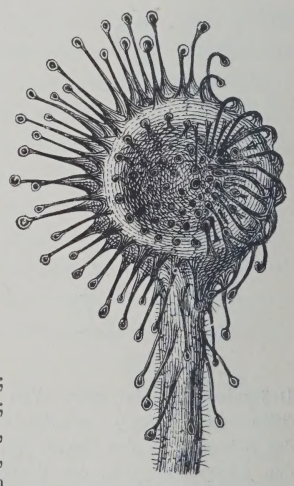
Verdauungsdrüsen (Digestionsdrüsen) heissen die Drüsenhaare der insektenfressenden Pflanzen, welche das verdauende Sekret ausscheiden oder die umgewandelte Nahrung aufnehmen (näheres im 6. Abschnitt). Sie



262



263



264

Fig. 262. *Pinguicula vulgaris.* *A* Epidermis der Unterseite; *sp* Spaltöffnung; *k* Drüsenhaar (Köpfchen von oben gesehen); *B* ein ebensolches Drüsenhaar; *C* Drüsenhaar von der Seite gesehen, liegend, gestielt; *D* ein ähnliches Drüsenhaar, gestielt; *1* Stielzelle, *2* Mittelzelle, *3* Kopf. (Göbel.) — Fig. 263. Drüsenhaar von *Drosera* im Längsschnitt; *sp* Leitungsstrang. (E. Warming.) — Fig. 264. Ein Blatt der Sonnentaupflanze *(Drosera rotundifolia)*, deren Drüsenhaare sich an der einen Seite des Blattes zur gereizten Stelle hin beugen. (Darwin.)

sind, bisweilen sogar bei ein und derselben Pflanze, verschieden gestaltet (Pinguicula führt z. B. zweierlei, sitzende und gestielte, Verdauungsdrüsen, siehe Fig. 262) und sehr plasmareich; die höchste Stufe der Entwickelung zeigen sie bei dem Sonnentau (Drosera), wo sie von den Tracheiden

eines Gefässbündelendes durchzogen sind und sich auch in ihrer Entwickelungsgeschichte von den eigentlichen Hautbildungen entfernen.

Ausscheidung und Aufnahme von Stoffen finden wir auch bei vielen anderen Haaren, unter anderem bei den Wurzelhaaren (Fig. 258); bei vielen Keimpflanzen treten ähnliche, papillen- oder haarförmige Saughaare an den Keimblättern auf, welche später besprochen werden sollen (vergl. auch § 161).

157. Spaltöffnungen. Eine der wichtigsten Aufgaben der Epidermis besteht in der Regulierung der Verdunstung. Soll sie diese Funktion vollkommen erfüllen, so dürfen zwischen ihren Zellen nur solche Intercellularräume vorkommen, welche je nach Bedarf geöffnet oder geschlossen werden können. Derartige Intercellularräume mit ihren Nachbarzellen stellen besondere Apparate dar, welche wir als Spaltöffnungen (stomata d. h. Mundöffnungen) bezeichnen. Eine Spaltöffnung kommt dadurch zustande, dass zwei benachbarte gleich grosse und gleich gestaltete, halbmond- oder nierenförmige Zellen, die Schliesszellen, ihre concaven (Bauchseiten) einander zuwenden und zwischen sich einen spaltenförmigen Intercellularraum freilassen, während sie an den beiden Enden miteinander verwachsen bleiben (Fig. 253, 265); in der Regel sind sie weniger hoch als die übrigen Epidermiszellen. Sie sind neben den früher angeführten Ausnahmen die einzigen Zellen der Epidermis, welche stets Chlorophyll und Stärke führen; namentlich die letztere hält sich in ihnen äusserst constant. Nach Kohl u. a. verschwindet jedoch die Stärke sogar aus den immergrünen Blättern im Spätherbst.

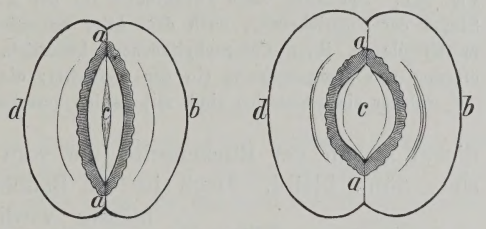


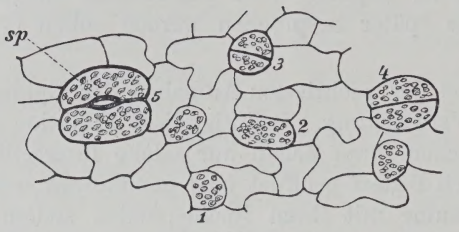
Fig. 265. Eine Spaltöffnung, von oben gesehen. *A* geschlossen. *B* offen. (Schwendener.)

Unmittelbar unter der Spalte öffnet sich ein grosser Intercellularraum, die Atemhöhle, in welche die Intercellulargänge der Pflanze ausmünden; auf diesem Wege steht das Durchlüftungssystem durch die Spalte mit der Aussenluft in Verbindung. Eine Spaltöffnung im Längsschnitt ist in Fig. 250 dargestellt; nach innen zu wird die grosse Atemhöhle sichtbar. Siehe auch Fig. 244 und 270 *a*.

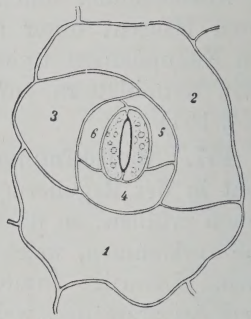
Die Schliesszellen sind Schwesterzellen: eine Epidermiszelle teilt sich durch eine Längswand, in welcher dann durch Spaltung ein Intercellularraum zuwege kommt (Fig. 266); in gewissen Fällen geht indessen dieser Teilung der Mutterzelle erst eine Reihe von Zellteilungen voraus, welche in bestimmter Ordnung aufeinander folgen können (Fig. 267) und den eigentlichen Spaltöffnungsapparat mit Nebenzellen umgeben.

Auf einem Längsschnitt durch die Spaltöffnung (quer durch die Schliesszellen) erscheint der Spalt zwischen diesen bei den gewöhnlich vor-

kommenden Typen in sehr charakteristischer und konstanter Gestalt; an der Bauchseite der Schliesszelle ist nämlich die Zellwand immer wesentlich



266



267

Fig. 266. Epidermis eines Farnkrautes (in der Aufsicht) mit Spaltöffnungen auf verschiedenen Stufen der Entwickelung, nach dem Alter numeriert: *1* ist die jüngste und als Spaltöffnungsmutterzelle an ihren Chlorophyllkörnern kenntlich. (N. J. C. Müller.) — Fig. 267. Spaltöffnung von *Sempervivum* (in der Aufsicht); die Nebenzellen sind nach der Reihenfolge, in welcher sie entstanden sind, mit Zahlen versehen (linksläufige Spirale). (Haberlandt.)

dicker als an der Rückenseite (der vom Spalte abgewandten Seite), welche stets dünn bleibt. Doch ist die Bauchseite nicht an allen Stellen gleichmässig verdickt; die Mitte, welche sich am weitesten vorwölbt und die sog. Centralspalte bildet, bleibt dünn, während die Wand nach oben und nach unten zwei dicke, mehr oder weniger scharf vorspringende Längsleisten trägt (Fig. 268 *A*). So kommen zwei durch die Centralspalte getrennte Räume zwischen den Schliesszellen zustande; der ausserhalb der Centralspalte liegende Raum heisst der Vorhof, der innerhalb dieser befindliche der Hinterhof (*r*—*r* in Fig. 268; siehe auch Fig. 269, 270). Die Bauchwände der Schliesszellen können cutinisiert sein; die Wände der Rückseite sind nie cutinisiert.

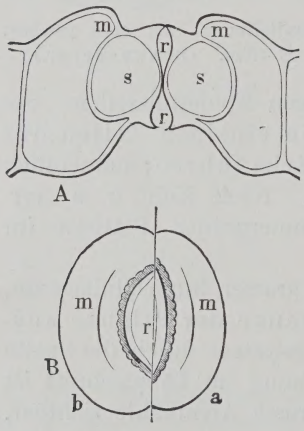


Fig. 268. Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima*. *A* Querschnitt, Spaltöffnung in geschlossenem Zustande; *B* in der Aufsicht; die eine Schliesszelle *(a)* ist in nicht turgescentem Zustande, die andere *(b)* in turgescentem Zustande wiedergegeben. *s*—*s* Schliesszellen; *r*—*r* Spalten; *m*—*m* die scharnierartige Anheftungsstelle (Hautgelenk) für die Nebenzellen. (Schwendener.)

158. Die Funktion der Spaltöffnungen. Ihrer Funktion nach können wir zwei Arten von Spaltöffnungen unterscheiden: Luftspalten und Wasserspalten. Die Luftspalten sind am weitesten verbreitet, und um sie handelt es sich gewöhnlich, wenn von Spaltöffnungen die Rede ist. Durch ihre Vermittelung stehen alle luftführenden Intercellularräume des Pflanzenkörpers mit der Aussenluft in Verbindung. Sie haben zwei Aufgaben: 1. die Kohlensäureassimilation zu erleichtern und 2. die Transpiration zu re-

gulieren[1]); im letzteren Falle werden die Intercellularräume mit Wasserdampf erfüllt, welcher seinen Weg durch die Spaltöffnungen nach aussen nimmt[2]) (siehe S. 202). Die Fähigkeit der Spaltöffnungen bei den meisten Pflanzen, sich je nach Umständen öffnen und schliessen zu können, wobei die Luftfeuchtigkeit eine besondere Rolle spielt, macht sie zu einer Art von Ventilen für die Luftwege der Pflanze, welche die Verdunstung und den Luftaustausch mit der Atmosphäre regulieren. Die Spaltöffnungen eines abgepflückten Blattes schliessen sich, wenn das Blatt zu welken beginnt. In trockener Luft schliessen sich die Spaltöffnungen und setzen damit die Transpiration herab; in dampfgesättigter Luft halten sie sich offen. In der Dunkelheit schliessen sie sich mehr oder weniger, und in der Nacht sind sie gewöhnlich ganz geschlossen; vermutlich soll dadurch ein Wärmeverlust durch Verdunstung vermieden werden. Doch gelten auch hier verschiedene Ausnahmen.

Die Bewegungen der Spaltöffnungen werden durch Veränderungen im Turgor der Schliesszellen (oder gleichzeitig auch der benachbarten Zellen) verursacht. Der Spaltöffnungsapparat ist ein ausserordentlich merkwürdiger und feiner Mechanismus, über dessen Arbeitsweise uns zuerst Schwendener aufgeklärt hat (1881). Wenn der Turgor der Schliesszellen steigt, so öffnet sich die Spalte dadurch, dass die Schliesszellen sich voneinander wegkrümmen; die dünne Rückenseite gibt nämlich dem wachsenden Drucke leichter nach als die stets verdickte Bauchseite und dehnt sich, so dass auch die ganze Bauchseite sich nach der Rückenseite zu krümmen muss. Mit abnehmendem Turgor schliesst sich die Spalte, da die Dehnung der Rückenwand zurückgeht und die Zelle ihre ursprüngliche Gestalt wieder annimmt; die Spalte kann allmählich bis zum vollständigen Verschluss verengt werden. Für den ganzen Vorgang ist ferner die Zweizahl der oben erwähnten beiden Verdickungsleisten von Bedeutung; die Verteilung der Verdickung auf zwei Leisten bedingt eine grössere Regelmässigkeit in der Krümmung als bei einer einzigen Leiste möglich wäre; auch der Verschluss wird durch das Zusammenpressen der schmiegsamen dünnen Stellen zwischen den Verdickungsleisten wesentlich vollständiger und sicherer, als wenn gerade hier der Ort der stärksten Verdickung läge (Fig. 269 *A*).

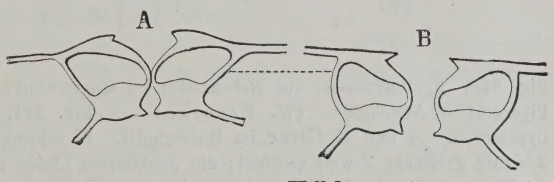


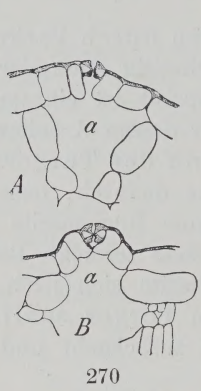
Fig. 269. Spaltöffnung von *Helleborus*, im Querschnitt. *A* geschlossen; *B* offen; die Zellen sind im Querschnitt bei *A* und *B* ganz verschieden gestaltet. (Schwendener.)

[1]) Die „stomatäre" Transpiration, im Gegensatz zur „cuticulären", welche direkt durch die Epidermiswände hindurchgeht.

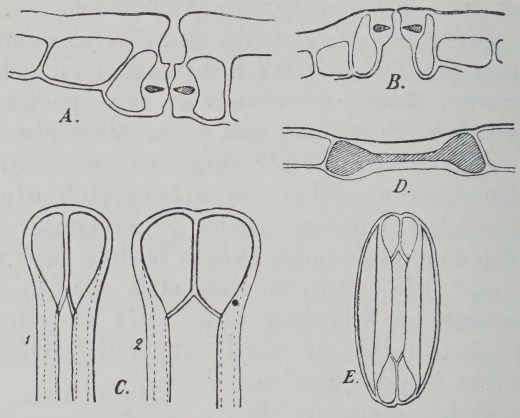
[2]) Im allgemeinen lässt sich die Lage der Spaltöffnungen mit der Lupe bestimmen; sie erscheinen durch die in den Spalten und Atemhöhlen befindliche Luft als kleine weisse Flecken.

Die Turgorschwankungen der Schliesszellen stehen in ursächlichem Zusammenhang mit dem (auf S. 213 angegebenen) konstanten Vorkommen von Chlorophyllkörnern und Stärke; in diesem Inhalt der Schliesszellen ist die Energie für die Bewegungen zu suchen.

Das Öffnen und Schliessen der Spalte wird durch den besonderen Bau der angrenzenden Zellen erleichtert, namentlich durch das Hautgelenk, wie man einen dünnbleibenden Membranstreifen bezeichnet, welcher in vielen Fällen die Aussenwände der Nebenzellen parallel der Rückenseite der Schliesszellen durchzieht, gelegentlich auch in den korrespondierenden Innenwänden auftritt und wie ein Scharnier wirkt. Häufig unterstützen auch die Turgorschwankungen der Nebenzellen die eigenen aktiven Bewegungen der Schliesszellen. Offenbar spielen die Nebenzellen in häufigen Fällen eine wichtige Rolle; zusammen mit den Schliesszellen bilden sie ein Schutzdach über den Atemhöhlen (Fig. 270).



270



271

Fig. 270. Spaltöffnungen mit Nebenzellen im Querschnitt; *A* bei *Sedum purpureum;* bei einer Piperart; *a* Atemhöhle. (W. Benecke.) — Fig. 271. Spaltöffnungen von Gramineen und Cyperaceen. *A* und *B Carex* im Querschnitt. *C* schematisches Flächenbild einer Spaltöffnung; *1* wenig geöffnet; *2* weit geöffnet; die punktierten Linien geben das Lumen der Schliesszellen an. *D* Längsschnitt durch eine Schliesszelle von *Triticum vulgare*. *E* desgl. in der Aufsicht. (Schwendener.)

Sie treten einmal in dicken lederartigen Blättern auf, welche in der Trockenheit nicht einschrumpfen, und deren starre Oberhaut das Spiel des Spaltöffnungsapparates wesentlich erschweren würde; hier wird die ganze Aussenwand der Nebenzellen zum Hautgelenk. Ferner erscheinen sie häufig bei fleischigen Blättern (Fig. 270), welche in der Trockenheit mehr oder weniger einschrumpfen. Die Zahl und die Anordnung der Nebenzellen stehen in deutlichem Zusammenhang mit der Richtung, in welcher das Schrumpfen des Blattes vorwärts schreitet, und zwar liegen die Nebenzellen in der Schrumpfrichtung des Blattes, so dass man sie als Schutzorgane auffassen kann, welche die Einwirkung der Formveränderung auf die Spaltöffnungen abschwächen sollen.

Ein abweichender Typus von Spaltöffnungen findet sich bei Gramineen und Cyperaceen; hier sind die Schliesszellen in der Mitte sehr englumig und stark verdickt,

an den Enden dagegen stark erweitert und dünnwandig (Fig. 271 *C*, *D*). Die Centralspalte wird stets von gradlinig parallelen Wänden begrenzt, welche sich beim Verschluss der Spalte vollständig berühren; bei wachsendem Turgor der Schliesszellen nimmt das Volumen der dünnwandigen Zellenden zu, so dass die starren, verdickten Mittelstücke der Schliesszellen auseinanderrücken müssen (Fig. 271 *C*, *1* und *2*). Gramineen und Cyperaceen haben immer zwei Nebenzellen, je eine zu Seiten der Schliesszellen (Fig. 271 *A*, *B*, *C*).

Andere Varianten in Gestalt und Bau der Schliesszellen sind bei vielen Wasserpflanzen, Farnen, Laubmooskapseln, Nadelhölzern usw. verbreitet; bei Marchantia treffen wir auf sog. Atemöffnungen, welche im Bau ganz von den oben beschriebenen Typen abweichen.

159. Vorkommen und Verteilung der Spaltöffnungen. Die besondere Funktion der Spaltöffnungen bringt es mit sich, dass diese je nach der Umgebung auf bestimmte Pflanzenteile beschränkt sind. Die Thallophyten besitzen keine Spaltöffnungen, sondern besorgen ihren Gasaustausch mit der Atmosphäre durch die ganze Körperoberfläche. Ebenso fehlen die Spaltöffnungen in der Regel bei den von Wasser oder Erde umgebenen farblosen Pflanzenteilen (Wurzeln, Rhizomen); sie erscheinen an Schwimmblättern (S. 96) nur auf der Oberseite. Im übrigen sind bei den Laubblättern gerade die Unterseiten gewöhnlich weit reichlicher mit Spaltöffnungen besetzt als die Oberseiten, welche sogar in manchen Fällen vollkommen frei von Spaltöffnungen sein können. Durchschnittlich kann man auf der Unterseite des Laubblattes etwa 100—300 Spaltöffnungen auf den Quadratmillimeter rechnen, so dass auf ein einziges Blatt viele Millionen kommen können. Die Anzahl der Spaltöffnungen steht in Beziehung zu Klima und Standort; je trockener beide sind, desto weniger Spaltöffnungen besitzt die Pflanze in der Regel. Diese Erscheinung wird besonders deutlich, wenn man nahe verwandte Pflanzen miteinander vergleicht.

Als Belege mögen die folgenden auf 1 qmm bezogenen Zahlen dienen (nach Weiss). Nymphaea alba hat $\frac{460}{0}$ (d. h. 460 auf der Oberseite, keine auf der Unterseite des Laubblattes); die Eiche $\frac{0}{288-346}$; Zwetschgen- und Kirschbäume $\frac{0}{216-253}$; die Kiefer $\frac{74}{84}$; die Weisstanne $\frac{0}{98}$; Roggen, Weizen, Hafer ungefähr $\frac{45}{35}$; Sedum acre $\frac{21}{14}$ und Sempervivum tectorum $\frac{11}{14}$. Bei Alpenpflanzen ist nach Wagner die Anzahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite des Blattes oft grösser als auf der Unterseite.

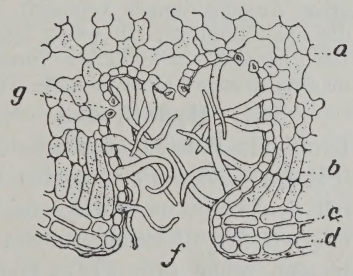


Fig. 272. Aus einem Querschnitt durch das Blatt von *Nerium*. *a* Schwammparenchym; *b* Palissadenparenchym der Unterseite des isolateralen Blattes; *c* Wassergewebe; *d* Epidermis; *f* Eingang in die mit Haaren ausgekleidete Grube, in welcher die Spaltöffnungen *(g)* liegen. (Belzung.)

Auch die Orientierung der Spaltöffnungen in der Epidermis steht in Beziehung zum Klima. Während sie im allgemeinen bei den Mesophyten (Bewohner von Standorten mit mittleren Lebensbedingungen) in einer Ebene mit der Oberfläche des Pflanzenteiles liegen (Fig. 222, 226, 244), stehen sie bei vielen Xerophyten (Bewohner trockener Standorte) entweder einzeln unter dem Niveau der Oberfläche in kleinen Vertiefungen (Fig. 250) oder gruppenweise in Gruben (z. B. Nerium, Fig. 272) oder Längsfurchen eingesenkt (viele Gramineen, Erica-

Arten, Empetrum [Fig. 254], Arten von Genista, Casuarina u. a.). Der Zugang zu diesen „windstillen Räumen“ wird verengt und ausserdem noch mit vorspringenden Leisten und besonders mit Haaren ausgestattet (Fig. 272, 254). All diese verschiedenen Einrichtungen bewirken, dass die Luft mit dem in ihr enthaltenen Wasserdampf weniger leicht aus der Pflanze nach aussen gelangen kann, mit anderen Worten, sie bewirken eine Verminderung der Transpiration. Wir werden solche Einrichtungen also gerade bei den an trockenen Standorten wachsenden Xerophyten, bei Heide- und Steppenpflanzen, Felsenpflanzen und Epiphyten finden; einige trockenen Boden bevorzugende Gräser rollen obendrein ihre Blätter unter der Einwirkung allzugrosser Wärme und Trockenheit rinnenförmig ein, so dass die in haargefütterten Furchen liegenden Spaltöffnungen noch wirksamer gegen aussen abgeschlossen werden (Psamma arenaria u. a.).

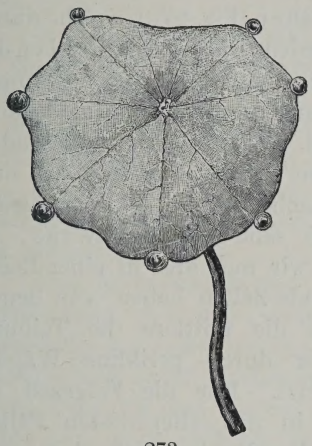
160. Der Schutz gegen Verstopfung der Spaltöffnungen, besonders gegen das Eindringen von Wasser, muss für einen so wichtigen Apparat von höchster Bedeutung sein. Wir finden denn auch verschiedene in diesem Sinne wirkende Vorkehrungen. Schon die häufige Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Unterseite des Blattes bedingt einen gewissen Schutz; noch zweckmässiger aber wirkt die Bekleidung der mit Spaltöffnungen besetzten Flächen mit Wachs oder Haaren. Alle Oberseiten von Schwimmblättern beispielsweise sind glänzend und schwer benetzbar. Bei der Weisstanne liegen die Spaltöffnungen ausschliesslich in den mit Wachs bedeckten weissen Streifen der Blattunterseite; auch die „mehligen“ Blätter der Primeln führen die Spaltöffnungen auf der Unterseite. Die besondere Behaarung der Blattunterseite vieler Xerophyten sowie einiger Sumpfpflanzen steht vermutlich im Zusammenhang damit, dass an der Unterseite auch die Spaltöffnungen angebracht sind.

Ältere funktionslos gewordene Spaltöffnungen werden dagegen oft durch wachsartige Ausscheidungen verstopft; das ist besonders bei Xerophyten der Fall, bei denen die Spaltöffnungen ein wenig gegen die Oberfläche der Pflanzenteile vertieft liegen. Doch scheint ein ähnlicher Verschluss auch bei jüngeren Spaltöffnungen als Schutzmassregel gegen allzu lebhafte Transpiration eintreten zu können.

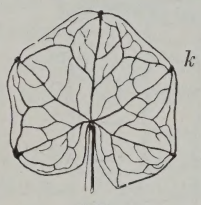
161. Hydathoden. Viele Pflanzen haben die Fähigkeit, durch das Laubblatt Wasser auszuscheiden, wenn der Wurzeldruck zu intensiv wird (näheres siehe Physiologie, 6. Abschnitt). Nach feuchtwarmen Sommernächten kann man morgens Wassertropfen an den Spitzen der Grasblätter oder an den Blatträndern von Alchemilla, Tropaeolum oder anderen Pflanzen hängen sehen (Fig. 273). Diese Ausscheidung verhütet eine Überfüllung der Gewebe mit Wasser.

Vielfach besorgen eigene Apparate, welche man im allgemeinen als Hydathoden (d. h. Wasserwege) bezeichnet, diese Wasserabgabe. Bei einer einfachen Einrichtung dieser Art übernehmen Epidermiszellen oder Haare, welche ihrem Bau nach mehr oder weniger mit Drüsenhaaren übereinstimmen, die Ausscheidung des Wassers; manchmal können sie indessen auch als wasseraufsaugende Organe dienen. Andere Hydathoden besitzen complicierteren Bau; so treten in der Epidermis, besonders an den Blatt-

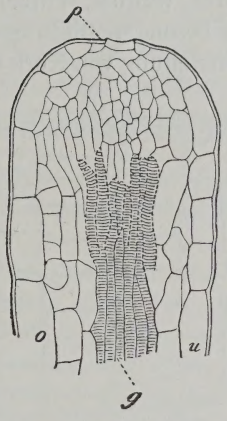
zähnen, besondere Wasserspalten einzeln oder in Gruppen auf. Gewöhnlich liegt unter diesen Wasserspalten ein kleinzelliges farbloses Gewebe (Epithem), in welchem ein Nerv endigt, dessen Holzteil (Tracheïden) sich oft fächerförmig ausbreitet. Das Epithem erscheint klar und durchsichtig, da seine Intercellularräume nicht Luft führen, sondern mit Wasser erfüllt sind (Fig. 274, 275). Die Wasserspalten sind meist bedeutend grösser als die Luftspalten der gleichen Pflanze und besitzen in der Regel nicht wie diese die Fähigkeit, sich zu öffnen und zu schliessen. Solche Wasserspalten



273



274



275

Fig. 273. Blatt von *Tropaeolum* mit ausgeschiedenen Wassertropfen. (Noll.) — Fig. 274. Blatt von *Caltha palustris*. *k* Nervenendigungen mit Wasserspalten. (E. Warming.) — Fig. 275. Längsschnitt durch einen Blattzahn von *Primula sinensis*. *o* Epidermis der Oberseite; *u* Epidermis der Unterseite; *p* Wasserspalte; *g* im Epithem endigende Tracheïden. (de Bary.)

finden sich an den Blattspitzen der Calla (Zantedeschia aethiopica), ferner an Blattspitzen oder Blattzähnen bei Arten von Primula und Crassula (Blattfläche), Alchemilla, Tropaeolum, Sambucus, Prunus und vielen anderen Pflanzen. Auch bei bestimmten Wasserpflanzen wie Callitriche, Hottonia, Hippuris u. a. kommen sie vor, verschwinden aber hier frühzeitig, und das Gefässbündel kann dann in unmittelbare Berührung mit dem Wasser treten.

Das abgegebene Wasser enthält verschiedene Stoffe in Lösung, welche nach dem Verdunsten des Wassers auf der Blattoberfläche sich ablagern können; so wird Kalk bei vielen Arten von Saxifraga in Gruben an den Blattzähnen und bei einigen Farnen und Plumbaginaceen auf der Blattfläche abgeschieden. Salz erscheint bei einer Reihe von Wüstenpflanzen (Tamarixarten, Reaumuria u. a.).

162. Kork (Periderm). Laubblätter, einjährige Sprossachsen und andere kurzlebige Organe besitzen selten andere Hautgewebe als die Epidermis und ihre Haarbildungen. An anderen Organen dagegen wird mit der Zeit die Epidermis durch Korkgewebe ersetzt, welches vor dem primären Hautgewebe den Vorzug besitzt, durch stete Neubildung dem Organ

in dessen Dickenwachstum folgen zu können. Alle lebenden dünnwandigen Parenchymzellen sind imstande, Kork zu bilden.

Die Eigenschaften des Korkgewebes lassen sich wie folgt charakterisieren:

1. Die Zellen sind immer sehr regelmässig geformte, im Querschnitt quadratische oder noch häufiger rechtwinklige, tafelförmige (d. h. parallel zur Oberfläche gestreckte) Parenchymzellen (Fig. 194, S. 152; Fig. 276).

2. Die Zellen liegen in senkrecht zur Oberfläche des Pflanzenteiles (Spross, Wurzel) stehenden radialen Reihen (Fig. 276), welche durch die besondere Bildungsweise des Korkes bedingt werden. Die ersten Anzeichen der Entstehung von Kork machen sich nämlich dadurch bemerkbar, dass bestimmte Zellen sich durch perikline Wände teilen. Von den resultierenden beiden Tochterzellen teilt sich nun die nach innen zu gelegene wieder durch eine perikline Wand, so dass wir nun drei in einer Reihe liegende Zellen haben, von denen meist die mittlere die Teilung, wieder durch perikline Wände, fortsetzt. Für die Folgezeit ist nun in den allermeisten Fällen jeweils die innerste der neuentstandenen zwei Zellen teilungsfähig, und die Teilungswände stehen meist periklin; ab und zu wird eine Reihe durch Entstehung einer antiklinen Wand in zwei gespalten. Die jeweils teilungsfähigen Zellen der verschiedenen Reihen liegen immer tangential nebeneinander und schliessen sich damit zu einer einfachen, durch den ganzen Kork zusammenhängenden Schicht, dem Korkcambium oder Phellogen (von *φελλός* Kork und *γένος* Ursprung) zusammen, welche an der Innenseite des Korks liegt. Gelegentlich gibt das Korkcambium wohl auch nach innen Zellen ab, das sogenannte Phelloderm, welches aber am Leben bleibt und sich anatomisch und physiologisch an das innerhalb desselben liegende Rindengewebe anschliesst. Die vom Korkcambium nach aussen zu abgegebenen Zellen verkorken und sterben ab, so dass sie sämtliche ausserhalb dieser Zone liegenden Gewebe von der Nahrungs- und Wasserzufuhr abschneiden und zum Absterben bringen. Es wird also die Korkbildung im grossen und ganzen centripetal fortschreiten; in den seltenen Fällen, in denen der Teilungsprozess centrifugal fortschreitet, kann die Verkorkung der entstandenen Zellen erst dann eintreten, wenn das ganze Gewebe fertig ausgebildet ist.

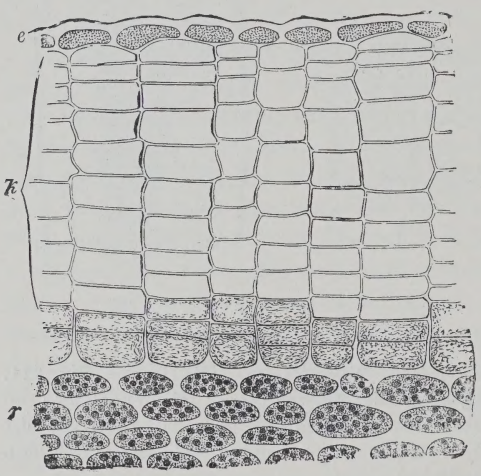


Fig. 276. Querschnitt durch die Rinde eines Zweiges von *Ailanthus glandulosa* ($^{250}/_{1}$). *e* Epidermis (abgestorben); *k* Kork; *r* grüne Rinde, deren Zellwände collenchymatisch verdickt sind. (Prantl.)

3. Im Korkgewebe fehlen die Intercellularräume notwendigerweise, da ja der Kork den Durchgang von Luft und Wasserdampf verhindern soll (über Lenticellen siehe S. 224).

4. In der Wandung der Korkzelle unterscheiden wir fünf Schichten oder dünne Lamellen: in der Mitte der Wand eine verholzte oder aus Cellulose bestehende Mittellamelle, zu beiden Seiten dieser Lamelle je eine verkorkte Schicht, auf welcher die ganze physiologische Bedeutung der Zellwand beruht, und angrenzend an den Zellraum je eine Celluloseschicht (über Verkorkung siehe S. 167).

5. Die Zellwände sind in der Regel dünn und führen keine Poren; wo solche vorkommen, gehen sie nur durch die Innenschicht, nie durch die verkorkten Schichten, wie ja auch bei der besonderen Funktion des Korkes zu erwarten steht. Solche Poren haben nur für die Ernährung der jungen, noch nicht verkorkten Zelle Bedeutung.

6. Die älteren Zellen sind zumeist mit Luft erfüllt; in den dickwandigeren Zellen erscheinen wohl auch harz- oder gerbsäureähnliche Stoffe von bräunlicher Farbe.

Die physikalischen Eigenschaften des Korks sind nun in Zusammenhang mit den eben berührten Eigentümlichkeiten desselben die folgenden: a. sehr geringe Durchlässigkeit für Wasser, wie sich experimentell leicht nachweisen lässt: so verlor eine geschälte Kartoffel in einem Tage 64 mal so viel Wasser wie eine ungeschälte. Doch ist Kork nicht ganz undurchlässig für Wasser; ein Korkpfropfen kann ja sowohl schwellen als einschrumpfen. b. relativ geringe Durchlässigkeit für Gase, wiewohl er auch für diese keineswegs völlig undurchlässig ist. Endlich c. sehr geringes Wärmeleitungsvermögen, welches darauf beruht, dass die Zellen des Korks lufterfüllt sind; dadurch wird der Kork zu einem guten Schutz für überwinternde oberirdische Pflanzenteile gegen die Gefahren, welche besonders das rasche Auftauen nach dem Gefrieren in sich birgt.

163. Die Verbreitung des Korkgewebes. Aus dem Luftgehalt des Korks, aus der Tatsache, dass das Wasser die eingeschlossene Luft nicht zu verdrängen vermag und aus den soeben unter 162 a und b angeführten Eigenschaften ergibt sich ohne weiteres, in welchen Fällen die Bildung von Kork für das Leben der Pflanze von Wichtigkeit sein wird. Kork entsteht in folgenden Fällen: 1. an Pflanzenteilen mit lange andauerndem und lebhaftem Dickenwachstum als Ersatz für die allmählich zu eng werdende Epidermis (an den Stämmen und älteren Zweigen der Nadelhölzer und Dikotylen, wo die Korkbildung an den Jahrestrieben in der Regel bereits im Juni und Juli beginnt, an den älteren Wurzeln der gleichen Pflanzen, ferner an knollig verdickten Sprossen wie den Kartoffeln [Fig. 194] und an knolligen Wurzeln, auch wenn sie nicht älter werden als ein Jahr, z. B. bei der roten Rübe); 2. an vielen Blättern, deren Aufgabe im Schutze anderer Blätter besteht, besonders Knospenschuppen (dagegen bildet sich Kork selten und nur stellenweise an mehrjährigen lederartigen Laubblättern); 3. als Wundkork, welcher als Ersatz für die Epidermis an beschädigten

krautigen oder saftreichen Organen (Früchten, Knollen usw.) eine Rolle spielt: durchschnittene Kartoffeln, Knollen von Helianthus und Georgine, saftige Sprosse von Cacteen und ähnlichen Sukkulenten überdecken bei Verletzungen die Wundfläche mit Kork, zumal in feuchter Umgebung. Sticht man mit einer Stecknadel in eine Kartoffel, so bildet sich Kork concentrisch um die Wundstelle; dieselbe Erscheinung findet man auch bei anderen Pflanzenteilen. Die beschädigten Zellen selbst gehen natürlich zu Grunde, und zuweilen zieht ihr Absterben auch den Tod benachbarter Zellen nach sich; in den unter diesen gelegenen Zellschichten erscheint dann der Kork. Die meisten von unseren Holzpflanzen werfen die Laubblätter im Herbste ab (Laubfall, siehe S. 84, 91); an der Ablösungsstelle tritt eine besondere Trennungsschicht von jungen teilungsfähigen Zellen auf (Fig. 277 *d*), unter welcher vor oder kurz nach dem Laubfall eine Korkschicht *(b)* quer durch den Blattgrund entsteht, so dass die frische, durch den Blattwurf entstandene Wundfläche sogleich verheilt.

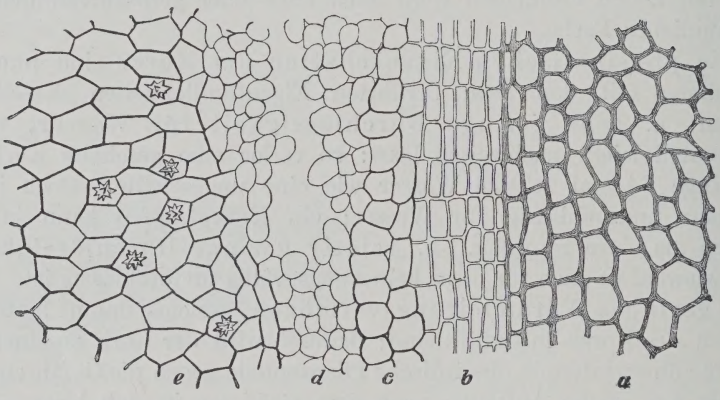


Fig. 277. Längsschnitt durch die Trennungsschicht *(d)* im Blattgrund der Rosskastanie während des Blattwurfs. *a* die Rinde des Zweiges; *b* Korkschicht; *c* und *e* Gewebe des Blattgrundes. (Döbner-Nobbe.)

Der Entstehungsort des Korkes ist nicht an ein bestimmtes Gewebe gebunden. Kork kann auftreten: 1. in der Epidermis selbst (Weide, Pomaceen); 2. in den meisten Fällen in der Schicht unmittelbar unter der Epidermis (hierher gehört die Mehrzahl unserer Waldbäume und Sträucher); 3. in tiefer gelegenen Teilen der Pflanze, besonders in der äussersten Schicht des Centralcylinders (dem Pericykel).

164. Ausbildung des Korkes. Tritt in einem Pflanzenteil nie mehr als ein Korkcambium auf, so bildet sich auch nur eine einzige Korkschicht, welche den Pflanzenteil glatt umschliesst (Buche, Birke, Fig. 281, Korkeiche, Kartoffelknolle u. a. m.). Solcher Kork kann deutliche Jahrringe aufweisen. So lassen sich im gewöhnlichen Flaschenkork, welcher vorzugsweise von der Korkeiche, Quercus Suber, in den westlichen Mittelmeergebieten gewonnen wird, ungefähr sieben Schichten unterscheiden, welche je einem Jahrring entsprechen; die Beschränkung auf diese Zahl findet ihre Erklärung darin, dass jeweils ungefähr nach sieben Jahren der Kork dick genug geworden ist, um an der Grenze des Korkcambium abgelöst und

technisch verwertet werden zu können. Der Baum legt dann weiter innen ein neues Phellogen an und beginnt wiederum mit der Korkbildung. Auch die vielen (20—30) dünnen Schichten, in welche sich der Kork der Birke so leicht spalten lässt, sind nichts anderes als Jahrringe. Die scharfe Ausprägung der Jahrringe beruht darauf, dass die am Schlusse der Vegetationsperiode entstandenen Korkzellen dickwandiger und mehr flachgedrückt sind als die früher gebildeten; da nun die Schichten eines Jahres unmittelbar an die jungen Schichten des nachfolgenden Jahres angrenzen, so erscheint der Gegensatz zwischen zwei Jahrringen sehr deutlich. — Die weisse Farbe des Birkenkorks beruht auf der Gegenwart von Luft zwischen den feinen Körnern von Birkenharz (Betulin) in den dünnwandigen Zellen; in den antiseptischen Eigenschaften des Betulins ist der Grund für die Dauerhaftigkeit der Birkenrinde zu suchen.

Wenn dieses erste Korkcambium seine Tätigkeit einstellt und dafür in tiefer gelegenen Schichten ein neues oder hintereinander mehrere neue Korkcambien (Fig. 278) auftreten, so müssen, wie schon erwähnt, alle

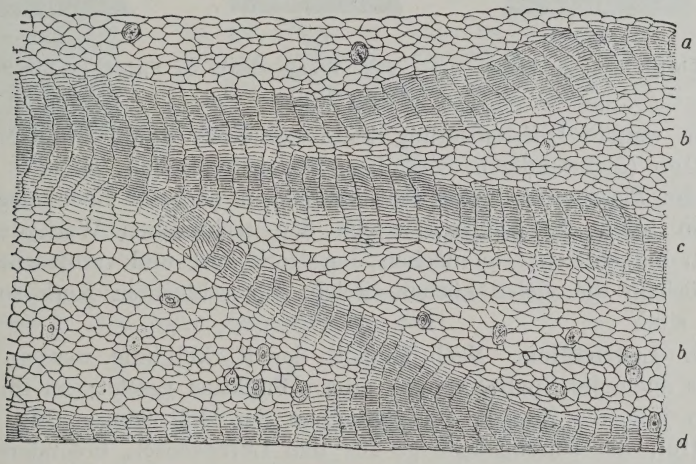
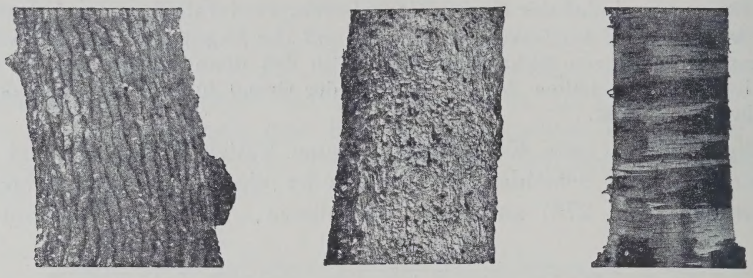


Fig. 278. Querschnitt durch die Rinde von *Cinchona Calisaya*. *a—c—d* Korkplatten; *b—b* Rindenparenchym mit eingestreuten Bastfasern. (Reinke.)

ausserhalb liegenden Gewebe zu Grunde gehen; sie vertrocknen und reissen infolge des von innen her zunehmenden Druckes hauptsächlich in der Längsrichtung ein. Solche rissige Borke finden wir bei der Eiche (Fig. 279), der Pappel, der Weide u. a.; hier wechselt also Kork mit Schichten von totem Rindengewebe verschiedener Herkunft, Assimilationsgewebe, Leitungs- und Festigungsgewebe (Fig. 278). Bei anderen Pflanzen, z. B. der Platane, der Kiefer, der Fichte (Fig. 280), wird die Epidermis durch Schuppenborke ersetzt; aus den äusseren Partien der Rinde schneiden hier tangential verlaufende Korkcambien schuppenförmige Stücke aus, welche nach dem Auftreten neuer, tiefer gelegener Korkcambien absterben und mit der Zeit abfallen. Im Gegensatz dazu bilden die Korkcambien der Ringelborke

concentrische geschlossene Mäntel; die abgeschnittenen äusseren Mäntel springen auf und schälen sich in grösseren, dünnen, röhrenförmigen Schichten ab (Weinrebe, Geisblatt, Kirschbaum). — Die Abschälung selbst kann nach Höhnel auf der Einschaltung nicht verkorkter, gewöhnlich verholzter Schichten in den Kork (Phelloid, unechter Kork) beruhen. Durch hygroskopische Krümmungen des Korkes resp. des toten Rindengewebes zerreisst entweder der Kork oder das Phelloid. Die starken Korkkrusten, welche sich beispielsweise bei Ulmus suberosa, Evonymus europaeus u. a. finden und als Kämme oder Leisten aus der Rinde hervortreten, besitzen nach Höhnel oft unverkorkte Zellwände, sind „Phelloide".



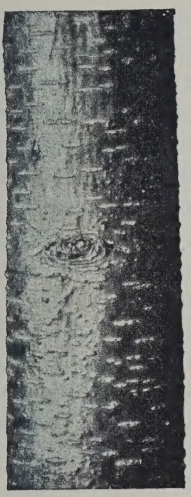
279 280 281

Fig. 279. Rissige Borke der Eiche. — Fig. 280. Schuppenborke der Fichte. — Fig. 281. Birke. (Warming.)

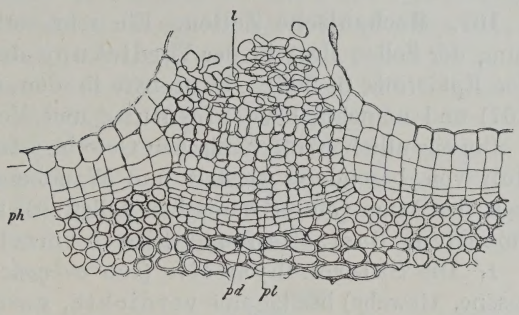
Eine weitere Differenzierung kann der Kork durch Einlagerung von Steinzellen (dickwandigen, verholzten Parenchymzellen, siehe S. 226) erfahren. Im Flaschenkork erscheinen häufig in nächster Nachbarschaft der Lenticellen solche Steinzellen, welche den technischen Wert des Korks wesentlich herabsetzen; sie machen den Kork hart und verursachen durch Herausbröckeln die vielen Löcher, welche für schlechten Kork so charakteristisch sind.

165. Lenticellen. Nach Eintritt der Korkbildung werden mit der Epidermis auch die Spaltöffnungen ausser Funktion gesetzt; an ihrer Stelle bilden an jüngeren Zweigen und Stämmen der Holzpflanzen (Fig. 282) die Lenticellen die Durchgangswege für den Luftwechsel, besonders für die Atmung. Die Lenticelle gehört also zu den Pneumathoden und ist der Spaltöffnung analog. Unter einer Spaltöffnung tritt eine Verjüngungsschicht auf, welche durch Abgabe von Füllzellen die Atemhöhle ausfüllt und durch weitere Zellteilungen nach aussen zu ein mehr oder weniger lockeres Füllgewebe erzeugt, durch dessen Intercellularräume der Gasaustausch ermöglicht wird. Die Lenticelle erscheint als kleiner rundlicher linsenförmiger Körper, welcher die über ihm liegende Epidermis resp. Korkschicht nach aussen wölbt und sprengt, so dass er an der Oberfläche des Pflanzenteils warzenartig hervortritt. Schon vor der Korkbildung können Lenticellen an jungen Zweigen unter den Spaltöffnungen auftreten; sie haben anfangs, solange die Füllzellen noch dicht zusammenschliessen, die Aufgabe, die Verdunstung lokal einzuschränken. Später runden sich die Füllzellen ab und zwischen ihnen treten Intercellularräume auf; an älteren, mit Kork bekleideten Zweigen wird also die Korkschicht von Luftgängen durchbrochen (Fig. 283),

und die Lenticellen befördern nun die Verdunstung und den Luftwechsel. Die Verjüngungsschicht schliesst sich bei eintretender Korkbildung an das Korkcambium an. Die Lenticellen sind oft sehr auffallend, wie z. B. bei Sambucus nigra, Betula, Alnus (Fig. 282), Aesculus, Ulmus (in Form kleiner rundlicher Flecke Fig. 61); wenn mit zunehmendem Alter der Pflanze und



282



283

Fig. 282. Stamm der Roterle; zahlreiche, etwas in die Quere gestreckte Lenticellen. Photographie. (E. Warming.) — Fig. 283. Querschnitt durch eine Lenticelle von *Sambucus nigra*. *e* Epidermis; *ph* Phellogen; *l* Füllzellen; *pl* Verjüngungsschicht des Füllgewebes; *pd* Phelloderm. ($^{90}/_{1}$) (Strasburger.)

dem Auftreten der Borke die peripherischen Teile zu Grunde gehen, verschwinden auch die Lenticellen. Bei der Birke, welche lange Zeit ihre glatte Rinde erhält, bleiben die Lenticellen auch an alten Stämmen deutlich, bis Borkenbildung eintritt; infolge des Dickenwachstums des Stammes sind sie hier stark in die Quere gestreckt (Fig. 281).

Kap. 26. Das mechanische System.

166. Es ist früher (S. 100) schon darauf hingewiesen worden, dass alle Teile der Pflanze mancherlei Gefahren durch mechanisch wirkende Kräfte wie Wind, Druck, Wellenschlag usw. ausgesetzt sind. Dabei kamen bereits eine Anzahl von Vorkehrungen zur Besprechung, welche die Versteifung oder Biegungsfestigkeit gewährleisten sollten (Turgor in dünnwandigen Geweben, Einteilung des Körpers der Pflanze in viele Zellräume, Rippen an Sprossachsen und Blättern sowie eine Reihe von anderen Modifikationen der äusseren Gestaltung). Bei anderen Organen, z. B. den Wurzeln, kommt es auf Zugfestigkeit (Widerstand gegen Streckung) an; wieder andere Organe müssen imstande sein, grosse Lasten zu tragen, deren Druck parallel der Längsachse wirkt, wie es bei den Baumstämmen der Fall ist (Säulen- oder Strebefestigkeit). In manchen Fällen werden besondere Anforderungen an die Druckfestigkeit, d. h. Widerstandsfähigkeit gegen seitlichen Druck, gestellt (z. B. Stein in der Steinfrucht); in anderen müssen

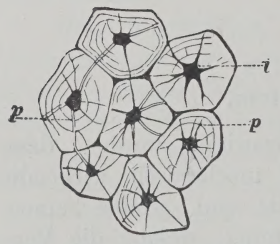
die Organe, wie z. B. die grossen Laubblätter, gegen Zerreissen geschützt sein (Schubfestigkeit).

Wir werden im folgenden auf der einen Seite die Zellformen und Gewebearten, welche zur Festigung des Pflanzenkörpers dienen, auf der anderen Seite die mechanischen Prinzipien zu besprechen haben, welche sich dabei geltend machen.

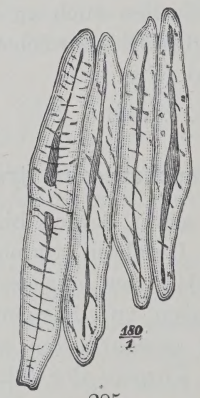
167. Mechanische Zellen. Ein sehr verbreitetes Hilfsmittel zur Versteifung der Zellen liegt in der Verdickung der Zellwände (S. 161—164, in der Epidermis S. 208). Dazu tritt in den meisten Fällen Verholzung (S. 167) und manchmal Verkieselung und Verkalkung (S. 169).

Die eigentlichen mechanischen Gewebe setzen sich aus mechanischen Zellen von besonderer Gestalt und Wandbeschaffenheit zusammen. Wir kennen vier Arten von mechanischen Zellen: Sklerenchymzellen, Collenchymzellen, Bastzellen und Libriformzellen.

1. Die Sklerenchymzelle (von σκληρός hart, und ἔγχυμα das Eingegossene, Gewebe) besitzt eine verdickte, geschichtete, verholzte Zellwand, welche häufig mit langen verzweigten, im Querschnitt runden Tüpfelkanälen ausgestattet ist; das Zelllumen ist der starken Verdickung entsprechend klein. Die Zelle ist tot und führt Luft oder eine wässerige Flüssigkeit, dagegen niemals Reservestoffe u. dergl. Die Sklerenchymzelle ist als Parenchymzelle anzusprechen; einige Sklerenchymzellen indessen sind ausgeprägt isodiametrisch (Steinzellen der Kokosnuss Fig. 209, der Zwetschge Fig. 284, der Kirsche und anderer Steinfrüchte, Steinzellengruppen im Fleische der Birne und in der Rinde vieler Bäume). Andere Sklerenchymzellen sind mehr langgestreckt (Samenschale der Kaffeebohne Fig. 285), und in vielen Samenschalen treten die Sklerenchymzellen zu einer regelmässigen Schicht, dem Palissadensklerenchym, zusammen, dessen Elemente mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Pflanzenteiles in einer regelmässigen Schicht stehen (Fig. 214 *c*). Im Sklerenchymgewebe (oder wie man häufiger sagt, im Sklerenchym) fehlen in der Regel die Intercellularräume (siehe Fig. 284 und 209).



284



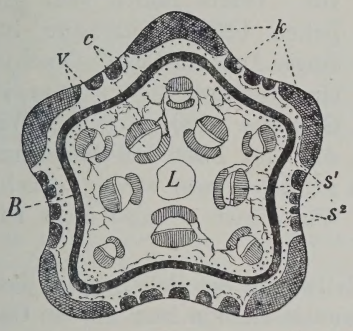
285

Fig. 284. Sklerenchymzellen aus einem Zwetschgenstein. *i* Zelllumen; *p—p* Tüpfelkanäle ($^{300}/_{1}$). — Fig. 285. Sklerenchymzellen aus der Samenschale der Kaffeebohne ($^{180}/_{1}$). (Rützou.)

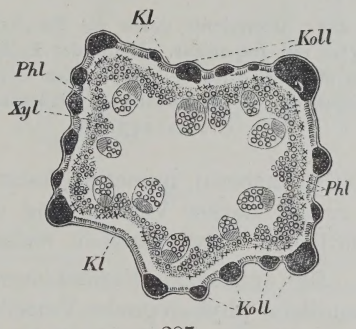
Das Sklerenchym soll das Organ gegen radialen Druck schützen; dagegen ist es nicht widerstandsfähig gegen Biegung, da es verhältnismässig leicht und mit glatter Fläche bricht. Welche Aufgaben die Steinzellengruppen im Fruchtfleisch der Birne zu erfüllen haben, ist unbekannt.

In den Blättern einer Reihe von Xerophyten finden sich als Idioblasten besonders gestaltete verzweigte sklerenchymatische Zellen (Fig. 226) mit der Form von Knochen, Seesternen (z. B. bei den Proteaceen) usf.; sie sollen das Assimilationsgewebe gegen Einschrumpfung bei Wasserverlust bewahren.

2. Die Collenchymzellen (eigentlich Leimgewebszellen, von *κόλλα* Leim) unterscheiden sich wesentlich von allen anderen mechanischen Zellen dadurch, dass sie lebendig sind; sie können wachsen und sind teilungsfähig. Das Collenchym dient daher vorzugsweise zur interimistischen Versteifung noch im Wachstum begriffener Blätter und krautiger Sprossachsen. Der Ort seines Vorkommens ist fast ausschliesslich auf die Peripherie der Sprossachsen und kräftigen Blattnerven beschränkt, wo es in Gestalt längs verlaufender Stränge auftritt; Sprossachsen mit Collenchym sind häufig gerippt (viele Umbelliferen, Atriplex, Beta Fig. 287, Cucurbitaceen Fig. 286, Labiaten Fig. 296 usw.). Die Rippen selbst, welche vom Collenchym gebildet werden, erscheinen weisslich; die Spaltöffnungen



286



287

Fig. 286. Querschnitt durch einen Stengel von *Cucurbita Pepo*. *k* Collenchymstränge; s^1 äusserer Siebteil; s^2 innerer Siebteil; *c* Cambium; *v* Holzteil; *B* Bastring; *L* Markhöhle. Die kleinen Punkte und feinen Striche sind Bastbündel. (A. Fischer.) — Fig. 287. Querschnitt durch einen Stengel von *Beta*. Unter der Epidermis Assimilationsgewebe *(Kl)* und Collenchymrippen *(Koll)*. Das Leitungssystem besteht einesteils aus zerstreut liegenden Gefässbündeln im Umkreise des centralen Marks (der Siebteil ist schraffiert, der Holzteil mit seinen Gefässen durch kleine Ringe angedeutet), anderenteils aus einer ausserhalb dieser Gefässbündel liegenden ringförmigen, ziemlich geschlossenen Gewebsmasse, welche durch die Tätigkeit des Cambium entstanden ist und nach innen zu aus Holz *(Xyl)*, nach aussen zu aus Siebgewebe *(Phl)* besteht; an ihrer Peripherie liegen vereinzelte Bastzellen (durch kleine Kreuze angedeutet). (E. Warming.)

sind auf die grünen Furchen zwischen den Rippen beschränkt, da nur an diesen Stellen die assimilierenden Zellen (*Kl* in Fig. 287) und die Intercellularräume direkt an die Epidermis grenzen. Collenchym findet sich ausserdem in den angeschwollenen Grundteilen der Blattscheiden bei den Gräsern, in den knotenartigen Verdickungen mancher Sprossachsen, in den Blattpolstern von Leguminosen und anderen Pflanzen mit beweglichen Blättern.

Die Zellen sind parenchymatisch oder verlängert prismatisch mit dünnen, wagerecht stehenden Querwänden, doch kommen auch prosenchymatische Collenchymzellen vor. Die Zellwände sind nie verholzt, sondern bestehen in der Hauptsache aus Cellulose. Für das Collenchym ist die Art der Ver-

dickung besonders charakteristisch; ein Querschnitt durch das Gewebe zeigt uns nämlich, dass die Zellwände bloss oder doch vorwiegend an den Ecken, wo mehrere Zellen aneinander stossen, verdickt sind (Fig. 288, Fig. 278), während die zwischen den Ecken liegenden Partien dünn bleiben. Die Verdickungen an den Ecken können als mächtige, weisslich oder schwach bläulich erscheinende, eigentümlich lichtbrechende Massen in das Zelllumen vorspringen. Intercellularräume fehlen in der Regel; Tüpfel kommen in den prosenchymatischen Collenchymzellen häufig vor. Öfters finden sich in den Zellen Chlorophyllkörner in geringer Anzahl. Das Collenchym ist ein besonders wasserreiches Gewebe (60 — 70 % Wasser, während Bast und Holz nur 20 bis 40 % haben); immerhin kann es nicht so viel Wasser wieder aufnehmen, als es bei starker Verdunstung verliert. Wir dürfen es also nicht zu den eigentlichen Wassergeweben rechnen.

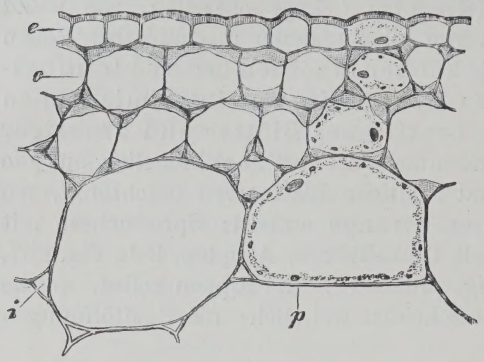
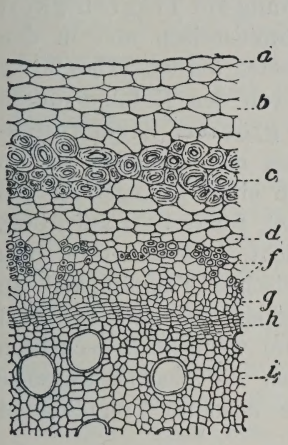


Fig. 288. Querschnitt durch die Peripherie eines Stengels von *Impatiens*. Unter der Epidermis *(e)* liegen zwei Schichten Collenchymzellen *(c)*; *i* Intercellularraum; *p* dünnwandiges Rindenparenchym. (Strasburger.)

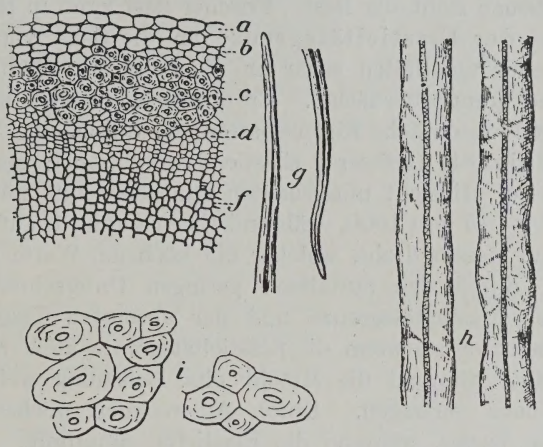
Die auffallende Verdickungsart der Zellwände des Collenchyms bedingt wesentliche physiologische Vorteile. Es handelt sich ja hier um ein Gewebe mit zwei ganz verschiedenen Aufgaben; auf der einen Seite soll es dem Blatte und dem krautigen Stengel einen gewissen Halt verleihen, auf der andern Seite darf es in den schnell wachsenden Organen, in denen es so häufig auftritt, den freien Säfteaustausch nicht hindern; die ausgiebige Verstärkung der Ecken sorgt für die Versteifung des Organs, während durch die dünn bleibenden Stellen der Seitenwände der freie Verkehr von Zelle zu Zelle gewährleistet wird.

3. Die Bastzellen. Das ausgezeichnetste Material, welches im Skelett der Pflanze zu Zwecken der Biegungsfestigkeit zur Anwendung kommt, ist die Bastzelle (Bastfaser) (Fig. 229 *b*), eine sehr lange, an den Enden zugespitzte, sehr stark verdickte Prosenchymzelle, deren Tüpfel eng spaltenförmig und gewöhnlich in einer links gedrehten Schraube schräg gestellt sind (Fig. 290 *g*, *h*). Die Wände bestehen oft in der Hauptsache aus Cellulose, doch können sie auch verholzen. Schichtung ist sehr häufig (Fig. 289, 290). Der infolge der Verdickung außerordentlich eingeengte Zellraum ist fast immer mit Luft erfüllt, d. h. die Zelle ist tot. — Die Länge der Bastzelle mag im Durchschnitt zu 1—2 mm angenommen werden, doch erreichen die Bastfasern mancher Pflanzen eine ganz ungewöhnliche Länge: Flachs 20—40 mm, Hanf 5—55 mm, Urtica dioica bis zu 77 mm, Boehmeria nivea (eine Urticacee) 60—250 mm.

Die Bastzellen sind meist zu Strängen in der Längsrichtung des Organs vereint und ihre Enden sind ineinander verkeilt (Fig. 218 *b*, S. 169; 229, S. 187), so dass die Berührungsflächen sich vergrössern und ein innigerer Zusammenhang hergestellt wird. Die Baststränge sind gewöhnlich in den äusseren Partien des Organes angebracht; in den Spross-



289



290

Fig. 289. Querschnitt durch einen Hanfstengel *(Cannabis)*. *a* Epidermis; *b* Rindenparenchym; *c* rindenständige Baststränge; *d* Endodermis; *f* Baststränge im Pericykel; *g* Siebgewebe; *h* Cambium; *e* Holz. $^{150}/_{1}$. (Lecomte.) — Fig. 290. Querschnitt durch einen Flachsstengel *(Linum)*. *a* Epidermis; *b* Rindenparenchym; *c* im Pericykel entstandener Bast; *d* Siebgewebe; *f* Holz. $^{100}/_{1}$. *g* und *h* Teile von Bastfasern; *i* Querschnitt durch Bastfasern. $^{300}/_{1}$. (Lecomte.)

achsen verlaufen sie hauptsächlich in der Rinde (*c* und *f* in Fig. 289; *c* in Fig. 290). Viele Baststränge liegen isoliert (Fig. 297, 298); sehr oft aber schliessen sich die Bastzellen an das Siebgewebe an (Fig. 290), oder sie umgeben die Leitungsstränge mehr oder weniger vollständig und gewähren diesen so einen lokalen Schutz (Fig. 298, 299).

4. Libriformfasern (Holzfasern, Libriformzellen, d. h. bastähnliche Zellen) sind Prosenchymzellen, welche, ebenso wie die Bastzellen, in älteren Organen mechanische Verwendung finden. Sie unterscheiden sich sehr wenig von den Bastzellen, haben die gleiche Form, sind aber meist etwas kürzer ($^{1}/_{3}$ bis 1 mm lang); sie sind im allgemeinen stark verholzt und besitzen einen grösseren Zellraum (Fig. 223 *C*, S. 182). Der Hauptunterschied liegt im Orte ihres Vorkommens; die Holzfasern stehen nämlich innerhalb des Cambium im Holze der holzigen Dikotylen, dessen Hauptmasse sie bilden, während die Bastzellen ausserhalb des Cambium in der Rinde stehen. Ferner sind die Libriformfasern zwischen die Elemente des Holzes eingelagert, so dass sie früher ebenfalls zu diesen gerechnet wurden. Die Poren sind klein und sparsam verteilt, oft spaltenförmig. — Die Längenmasse verschiedener Holzfasern sind in Millimetern: 0,8 bei der Eiche, 0,46 bei der Linde, 0,53 bei Salix acutifolia.

Viele mechanische Zellen sind wohl sehr langgestreckt, aber insofern nicht typisch prosenchymatisch, als ihre Enden nicht zugespitzt sind; solche Fälle finden wir besonders bei den Monokotylen.

168. Collenchym, Bast- und Holzfasern sind die Festigungsgewebe, welche den Pflanzenteilen ihre Biegungsfestigkeit und Zugfestigkeit verleihen. Obenan steht der Bast. Frischer Bast kann in Beziehung auf Tragfähigkeit an der Elasticitätsgrenze an die Seite von Schmiedeeisen und in den besten Qualitäten sogar an die Seite von Stahl gesetzt werden (15—20 kg pro qmm Querfläche). Er unterscheidet sich aber von den Metallen durch zwei wesentliche Eigenschaften: 1. durch eine viel grössere Streckungsfähigkeit (grösserer Elasticitätscoëfficient); der Bast der verschiedenen in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen zeigte nämlich eine Verlängerung von $4^1/_2$—15 pro 1000, während Eisen kaum 1 auf 1000, Stahl 1,20 auf 1000, und Messingdraht, welcher die höchsten Werte erreicht, 1,35 auf 1000 hat; 2. durch den auffallend geringen Unterschied zwischen Tragfähigkeit an der Elasticitätsgrenze und der absoluten Tragfähigkeit, so dass der Bast sofort reisst, wenn die Elasticitätsgrenze auch nur um weniges überschritten wird, während die Metalle eine Belastung weit über die Elasticitätsgrenze hinaus vertragen. Durch Austrocknen wächst die absolute Tragfähigkeit des Bastes, während die Elasticität abnimmt.

Das Collenchym kann ungefähr ebensoviel tragen wie echter Bast, bevor es zerreisst, unterscheidet sich aber vom Bast dadurch, dass es viel weniger elastisch ist; eine geringe Belastung verursacht schon eine bleibende Verlängerung.

Gewöhnliches Parenchym steht in Biegungsfestigkeit und Zugfestigkeit weit hinter den genannten Festigungsgeweben zurück.

169. Die mechanischen Bauprincipien. Ganz die gleichen Principien, welche der Mensch bei seinen Bauten (Brücken, Häusern u. dergl.) zur Anwendung bringt, wenn es sich darum handelt, möglichst hohe Festigkeit mit dem geringsten Verbrauch von Material zu erzielen, finden wir überall in der Natur sowohl im Tierreich als im Pflanzenreich befolgt. Um die Anordnung der mechanischen Zellen zu verstehen, müssen wir einige Bemerkungen aus der Mechanik über Biegungsfestigkeit vorausschicken. Denkt man sich eine seitlich frei in die Luft hinausragende Stange am einen Ende befestigt, also in einer Stellung, welche ja so viele Zweige und Blätter einnehmen, und denkt man sich dann die Stange gebeugt oder gekrümmt, so ist leicht zu verstehen, dass die convexe Seite Widerstand gegen den entstehenden Zug leisten wird, weil ihre kleinsten Teile gestreckt werden; ebenso leistet die concave Seite Widerstand gegen den durch die Biegung entstehenden Druck, weil ihre kleinsten Teile zusammengedrückt werden. Ferner ist leicht einzusehen, dass von der Peripherie, wo beide Widerstände am grössten sind, nach der Mitte der Stange zu der Widerstand geringer und geringer werden muss, und dass wir zuletzt in dem Innern der Stange eine durch ihre ganze Dicke gehende Schicht antreffen werden, welche überhaupt keinen Widerstand leistet, die sog. neutrale Schicht

(neutrale Faser). Wir würden also diese Schicht ohne Schaden aus der Stange entfernen können und damit weder deren Biegungsfestigkeit noch Steifheit verringern, wenn wir bloss dafür Sorge tragen, dass die Widerstand ausübenden, peripherischen Schichten in ihrer gegenseitigen Stellung ohne Verschiebung zusammengehalten werden. Eine solche Stange wird also den gleichen Widerstand gegen Biegung leisten wie die ursprünglich angenommene, wiewohl sie aus weniger Material aufgebaut ist: wir haben also damit die gleiche Biegungsfestigkeit bei geringstem Verbrauch von Material erreicht.

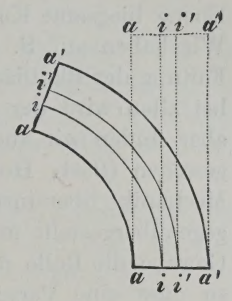


Fig. 291. Ein elastischer Cylinder im Längsschnitt. Vor dem Abbiegen sind die Seiten *(a—a, a'—a')* und die inneren Längslinien *(i—i, i'—i')* gleich lang = 31,4 mm (punktierte Linien). Nach eingetretener Biegung ist die äussere Seite *(a'—a')* länger (37,6 mm), die innere Seite *(a—a)* kürzer (25,1 mm) geworden (ausgezogene Linien). Die inneren Längslinien sind nahezu unverändert. (Noll.)

Die wirklich indifferente neutrale Schicht ist natürlich als ausserordentlich dünn anzunehmen; unmittelbar nach beiden Seiten beginnen schon die schwachen Widerstände. Da nun diese Widerstände nach aussen immer mehr zunehmen, so wird man eine relativ grosse Masse der schwachen Widerstand leistenden inneren Teile durch eine geringe Auflage an der Peripherie ersetzen können.

Man kann nun auf verschiedenerlei Weise die oberen und unteren gegeneinander wirkenden Teile verbunden halten, so dass keine Verschiebung eintreten kann. In der Architektur werden sehr allgemein Eisenbalken (Träger) verwendet, deren Querschnitt I-förmig ist; oben und unten befinden sich zwei Balken (Kopf und Fuss), die sog. Gurten, welche durch einen dünnen mittleren Teil, den Körper (Füllung) in unveränderlicher Stellung gehalten werden. Die Aufgabe des Körpers ist es, die Gurten zusammenzuhalten, so dass sie einander entgegenwirken und den Widerstand hervorbringen. Der Körper braucht nicht gerade vor der Mitte der beiden Gurten zu stehen; er kann, wenn nötig, nach der einen Seite hin gerückt werden, oder man kann auch zwei Körper etwa ganz aussen an beiden Seiten anbringen; in diesem Falle haben wir dann einen Balken in Gestalt einer vierkantigen Röhre. Die verbindenden Körper brauchen auch nicht solide zusammenhängende Platten zu sein, sondern können aus einem viel leichteren Material bestehen, z. B. aus Gitterwerk, wie man es oft bei grossen Eisenbahnbrücken sieht. Im Pflanzenreiche werden die Gurten immer aus Festigungsgewebe, die Körper oft aus Parenchym oder Leitungssträngen aufgebaut.

Die Tragfähigkeit eines Trägers wächst, wie wir eben gesehen haben, 1. mit der Stärke der Gurten und 2. mit ihrem gegenseitigen Abstand, resp. ihrem Abstande von der neutralen Schicht. Daraus geht klar hervor, wie zweckmässig es ist, die Festigungsgewebe an der Peripherie der Pflanzenteile anzubringen, wenn es sich darum handelt, Biegungsfestigkeit zu erreichen.

170. Die Anwendung mechanischer Bauprincipien im Pflanzenreich. — Flache Körper mit Biegungsfestigkeit. Der besprochene I-förmige Träger ist besonders biegungsstark in einer Richtung, nämlich nach der Längsachse des Körpers. In der Natur sind flache, nur in einer Ebene biegsame Körper weit verbreitet; solche Körper sind z. B. die Blätter. Wir haben auf S. 102 verschiedene Gestaltungen des Blattes (Rinnenform, Faltung der Blattfläche, Rippen) besprochen, deren Wert uns nun klar wird: bei allen wird der Abstand von der neutralen Zone vergrössert. Ausserdem aber finden wir auch im Innern des Blattes selbst Systeme von Festigungsgeweben (Bast, Holz und Collenchym), welche mit den Grundsätzen der Mechanik übereinstimmen. Die Stränge werden je zu zweien einander gegenübergestellt und wirken so als Gurten gegeneinander, während andere Gewebe die Rolle des Körpers übernehmen und die Gurten zusammenhalten, so dass eine Verschiebung unmöglich wird. Die Baststränge treten nun vorwiegend an der Ober- und Unterseite der ganz in das Blattfleisch eingelagerten Leitbündel auf; die Collenchymstränge dagegen liegen mehr oberflächlich. Untersuchen wir z. B. ein Blatt der Stechpalme, so finden wir einmal an der Unterseite eine Mittelrippe, und zwar besteht diese aus Collenchym (Fig. 292 *Koll*), welchem eine andere, etwas schwächere Schicht

Fig. 292. Querschnitt durch ein Blatt der Stechpalme *(Ilex aquifolium)*. *x* Holzteil; *ph* Siebteil. (E. Warming.)

an der Oberseite des Blattes entgegenwirkt; ferner ist dem Hauptnerv der Mitte an der Unterseite eine halbmondförmige Bastschicht *(SB)* vorgelagert. Auch die feineren Nerven haben an der Unterseite einen Bastbelag, welcher seinerseits mit dem nach der Oberseite zustehenden Holz zusammenwirkt, während das Siebgewebe die neutrale Achse einnimmt.

Biegungsfestigkeit stielrunder Körper. Soll ein stielrunder Pflanzenteil (Sprossachse, viele Blattstiele) Widerstand gegen Biegung in mehreren Richtungen leisten, so müssen mehrere I-förmige Träger derartig verbunden werden, dass ihre neutralen Achsen zusammenfallen, wie es in Fig. 293 angedeutet ist: Hier sind drei solcher Träger verbunden und die Biegungsfestigkeit wird in sechs verschiedenen Richtungen gleich gross sein. Es liegt auf der Hand, dass die Kanten der Gurten, wenn sie tangential miteinander verbunden sind, sich gegenseitig stützen werden, so dass man die Körper vollkommen entfernen könnte, ohne die Biegungsfestigkeit in Frage zu stellen, wenn nur diese tangentiale Verbindung stark genug ist; das Resultat ist dann ein hohler Cylinder, ein Rohr, welches in allen senkrecht zur Längsachse

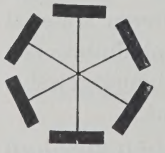
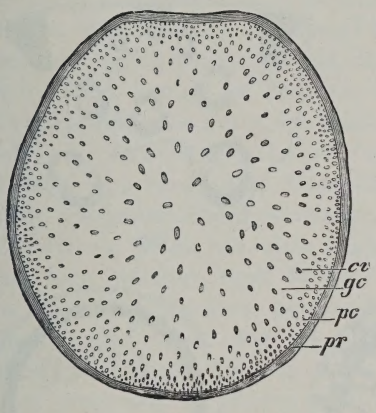


Fig. 293. (siehe Text.)

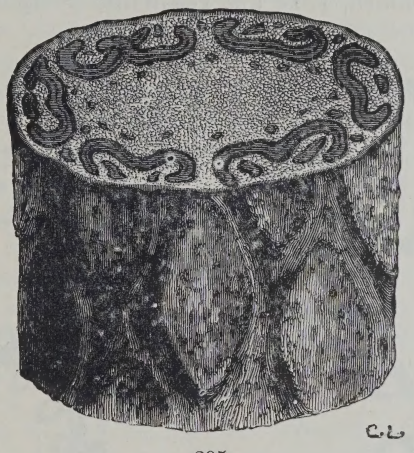
stehenden Richtungen gleich biegungsfest ist. Die Widerstandsfähigkeit des Rohres gegen Bruch oder Veränderungen der Querschnittsform durch Biegung ist natürlich zum Teil von der Grösse des Querschnittes, zum Teil von der Dicke der Wand abhängig, wenn wir von der Natur des Baumateriales absehen.

Hohle Stengel sind sehr häufig. Bei vielen Stengeln wird die Mitte von einem dünnwandigen Parenchym, dem Mark, eingenommen; es ist mechanisch vollkommen oder nahezu wertlos, spielt aber eine Rolle beim Längenwachstum des ganz jungen Stengels. Später geht es oft zu Grunde.

In den meisten hohlen Stengeln sind jedoch in gewissen Zwischenräumen querstehende Scheidewände angebracht, deren Hauptwert eben darin bestehen dürfte, Bruch oder Veränderung der Querschnittsform zu verhüten, so z. B. bei



294



295

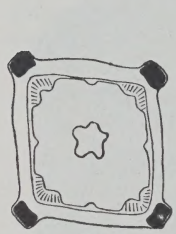
Fig. 294. Querschnitt durch einen Maisstengel. *pr* Rinde; *pc* Pericykel; *gc* Grundgewebe; *cv* Gefässbündel. (Strasburger.) — Fig. 295. Stück aus einem Farnstamm. An den Seiten stehen rhombische Blattnarben. Der Querschnitt zeigt eine Anzahl zerstreuter, zum Teil *E*-förmig gebogener Gefässbündel. (Baillon.)

den Gräsern und den Umbelliferen. Die grossen Stämme der monokotylen Holzpflanzen, z. B. der Palmen, sind in Wirklichkeit nach dem Princip des Rohres gebaut, auch wenn sie nicht eigentlich hohl sind, denn die zahlreichen zerstreuten Gefässbündelstränge mit ihrem Festigungsgewebe schliessen sich gegen die Peripherie des Stammes ganz dicht zusammen (Fig. 294), während noch dazu das zwischen ihnen liegende Gewebe oft verholzt. In der Mitte des Stammes liegen sie weiter auseinander und das zwischen ihnen liegende Gewebe besteht hier aus dünnwandigeren Zellen, welche sich oft leicht entfernen lassen. Im Farnstamm liegen die Gefässbündelstränge peripherisch und sind oft S- oder W-förmig (Wellblechprincip) gebogen (Fig. 295).

Bei den dikotylen Holzpflanzen liegen die Verhältnisse nur wenig anders. In den ganz jungen Zweigen spielt das Röhrenprinzip eine Rolle, und das Mark ist im Verhältnis zum Durchmesser des ganzen Zweiges sehr mächtig entwickelt; später aber legt sich immer eine Schicht von verholzten Zellen und Gefässen (Jahrringe) um die andere und bildet damit das neue Material, welches für Festigkeit zu sorgen hat. So braucht auch das Hohlwerden für alte Bäume keine wesentliche Bruchgefahr mit sich zu bringen. Im übrigen folgt jeder Jahrring für sich dem Rohrprinzip: er ist nämlich an seiner Peripherie fester gebaut als nach innen zu; siehe hierüber im 5. Abschnitt.

Auch im Tierreich ist das Röhrenprincip verbreitet (hohle Knochen, Federkiele usw.).

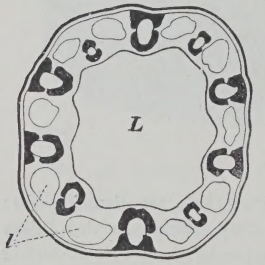
Hierher gehört auch eine andere mechanisch vorteilhafte Einrichtung, dass nämlich viele Stengel von unten nach oben an Dicke gleichmässig abnehmen, z. B. die Teichbinse (Scirpus lacuster).



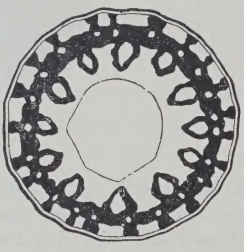
296

297

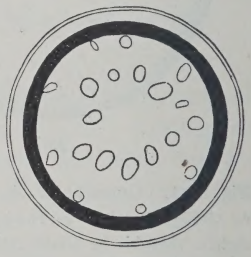
298



299



300



301

Die Figuren 296—301 geben einige wenige Beispiele wieder, in welcher Weise die mechanischen Principien in den Sprossachsen der Pflanzen zur Anwendung gelangen können (Querschnitte; die Festigungsgewebe sind schwarz wiedergegeben). Fig. 296 ist ein Schnitt aus dem Stengel einer Labiate; in den vier vorspringenden Kanten liegen Collenchymstränge. Fig. 297 ist ein Schnitt durch den Blütenschaft von Arum maculatum; wenig unterhalb der Oberfläche des Stengels liegen 24 BastStränge getrennt von den zahlreichen zerstreuten Leitbündeln im Innern. In Fig. 299 ist ein Schnitt durch Scirpus caespitosus abgebildet; unmittelbar unter der Oberhaut liegen sechs grössere und ein wenig weiter nach innen zu vier kleinere Leitbündel (*L* und *l* sind Lufträume); jeder einzelne Strang führt sowohl auf der Aussenseite als auch auf der Innenseite einen kräftigen Bastbelag, steht aber nach den Seiten für den Saftaustausch in offener Verbindung mit dem umgebenden Gewebe; die Stränge liegen zu je zweien als Gurten einander gegenüber. Bei Juncus glaucus, Fig. 298, besitzt

gleichfalls jedes Leitbündel einen doppelten Bastbelag; dazu kommen aber ganz an der Peripherie dicke Baststränge, welche nicht mit den Leitbündeln in Verbindung stehen. In Fig. 300 (von einem Gras, Molinia coerulea) sind alle Leitbündel von Bast umgeben, ausserdem aber tritt hier noch ein zusammenhängender Bastring mit nach aussen vorspringenden Rippen auf. In Fig. 301 (Anthericum Liliago) sehen wir einen ganz selbständigen, von den Leitbündeln getrennten Bastcylinder; dieses Rohr stellt offenbar die vollkommenste Form dar, welche das mechanische Gewebe in einem allseitig biegungsfesten Körper annehmen kann. Der Kürbis (Cucurbita Pepo) hat sowohl einen geschlossenen Bastring als auch im ganzen Umkreise eine Reihe von Collenchymsträngen (Fig. 286). Im übrigen verlaufen die Stränge niemals unverzweigt durch die ganze Länge der Sprossachse. Sie treffen im Gegenteil netzförmig zusammen, so dass sie die ganze Peripherie der Sprossachse mit einem Flechtwerk umfassen (vergl. Fig. 328, S. 261).

Von den Schutzvorrichtungen für das intercalare Wachstum haben wir auf S. 30 und S. 102 gesprochen.

Zugfeste Pflanzenteile. Wurzeln und Rhizome sind, solange sie von der Erde fest umschlossen werden, Biegungen nicht ausgesetzt; dagegen müssen sie gegen ziehende, d. h. in Richtung der Längsachse wirkende, also streckende Kräfte, Zugkräfte, in vielen Fällen auch gegen seitlichen Druck geschützt werden. In Übereinstimmung damit wird auch ihr Bau ein ganz besonderer sein. Hier kommt es nämlich nicht auf die Verteilung des mechanischen Gewebes oder die Form des Querschnittes, sondern auf das absolute Areal oder die Mächtigkeit der Festigungsgewebe an, und da es z. B. von Vorteil sein kann, dass diese letzteren zu einem einzigen, am besten in der Mitte gelegenen Strang vereinigt sind, so dass die Zugkräfte gleichmässig auf alle wirken, sehen wir, dass solche Organe, besonders die Wurzeln, kein oder fast kein weiches Mark haben, weil eben die Festigungsgewebe sich in der Mittelachse sammeln. Viele Rhizome, welche unter gleichen Bedingungen leben wie die Wurzeln, nehmen daher auch einen wurzelähnlichen inneren Bau an.

Auch die im Boden verankerten Wasserpflanzen, wie Nymphaea und Potamogeton, können in schnell strömendem Wasser sehr starkem Zug ausgesetzt werden und in solchen Fällen findet sich das auch im inneren Bau ausgedrückt. — Pflanzen, wie Hottonia, bei denen einige Stengelteile unter Wasser stehen, andere aber senkrecht über die Wasseroberfläche emporsteigen, zeigen in beiden verschiedenen Bau; die letztgenannten sind biegungsfest mit peripherischer Anordnung der mechanischen Gewebe, die ersteren nähern sich mehr dem Wurzeltypus.

Pflanzenteile ohne Festigungsgewebe kommen sehr allgemein vor. Hierher gehören z. B. viele Speicherorgane, wie Samen, Kartoffeln u. a. Die Kartoffel liegt ja ruhig in der Erde; sie ist weder Zug noch Biegung ausgesetzt, und Festigungsgewebe wäre hier vollkommen überflüssig. Samen werden höchstens mit einer Steinzellenschale ausgestattet.

In allen Wasserpflanzen spielen die lufterfüllten Hohlräume eine grosse Rolle als kleine Ballons, welche die Pflanze im Wasser tragen, und sie erscheinen daher auch bei keiner Pflanze in solcher Ausdehnung und Zahl wie bei schwimmenden Wasserpflanzen (Wasserlinse u. a.); die Festigungsgewebe werden dagegen zu einem Minimum und vielleicht vollständig reduziert.

171. Die Bedeutung mechanischer Zellen und Gewebe und ihre Anordnung in den Pflanzenteilen wurde zuerst (1874) in meisterhafter Weise durch den Schweizer Forscher Schwendener (z. Zt. in Berlin) klargelegt. Seine Arbeit gewann insoweit bahnbrechende Bedeutung, als durch sie zuerst der Nachweis geführt wurde, dass physiologische Principien die Pflanzenanatomie beherrschen. Diese Erkenntnis wurde zum Ausgangspunkt für eine lange Reihe gleichgerichteter Untersuchungen über andere Gewebe, welche hauptsächlich von Haberlandt stammen (siehe S. 188). Schon früher hatten Cullmann und Meyer mechanische Bauprincipien im Tierreiche in Anwendung gefunden (Bau und Querschnitt der Knochen).

172. Die mechanischen Gewebe finden eine sehr ausgedehnte **Anwendung in der Technik.** Der Bast vieler Pflanzen dient zur Herstellung von Stoffen, Flechtarbeiten u. dergl. Zu diesem Zwecke müssen sie von allen umgebenden, ihnen anhaftenden Geweben befreit werden; das geschieht teils durch biologische Prozesse, wie Maceration in Wasser, wobei die dünnwandigen Elemente abfaulen und die Baststränge frei werden (Rösten des Flachses und Hanfs), teils durch mechanische Behandlung (Brechen, Hecheln des Flachses). Endlich werden die Bastfasern chemisch (mit Lauge u. dergl.) behandelt, und die Zeuge gebleicht, um möglichst reine Cellulose zu erhalten, vor allem um sie vom Holzstoff zu befreien, so dass die Zellwände biegsamer werden. Alle Bastfasern sind auch zur Papierfabrikation geeignet.

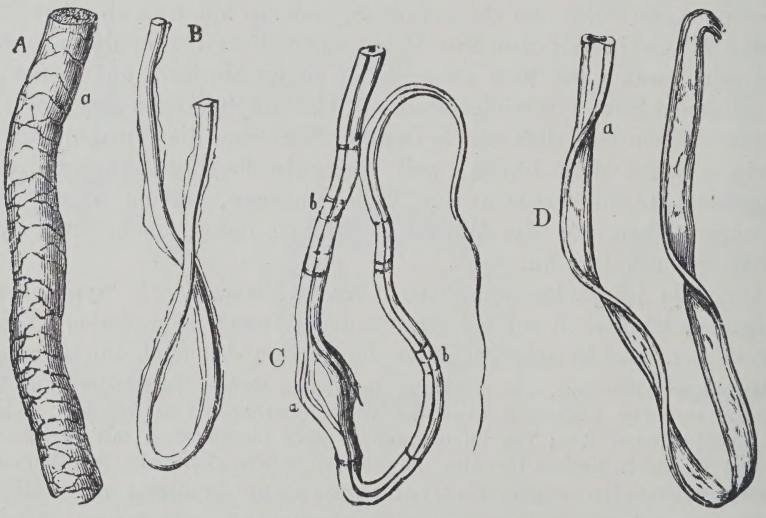


Fig. 302. Wolle (*A*), Seide (*B*), Flachs (*C*), Baumwolle (*D*). $^{230}/_{1}$.

Von den Dikotylen kommt nur der Bast der Sprossachse zu technischer Verwendung, während die Stränge des Blattes dazu zu kurz sind. Die wichtigsten bastliefernden Arten sind: Flachs (Linum, Lein, Leinen); mehrere Urticaceen, wie Urtica dioica (Nesseltuch), Cannabis sativa, Boehmeria nivea (Chinagras) und B. tenacissima (Ramie), die Ulme, der Papiermaulbeerbaum (Broussonetia); mehrere Pflanzen aus der Familie der Columniferen, wie Hibiscus cannabinus (Gambohanf) und andere Arten (Cubabast), Sida, Urena, Tilia, Corchorus (Jutehanf), Bombaceen u. a.; eine Papilionacee: Crotalaria juncea (Sunn) u. a.

Von den Monokotylen wird umgekehrt gerade der Bast der Blätter technisch verwendet; da aber die mechanischen Zellen hier oft eine Scheide um

den ganzen Leitungsstrang bilden, so lassen sich die Elemente des letzteren in der Regel nicht von jenen trennen. Am häufigsten werden verarbeitet: Neuseeländischer Flachs (Phormium tenax, eine Liliacee), Musa textilis (Manilahanf, von den Philippinen), Agave, Ananas, Aloë, die Stränge in den Blattscheiden der Piassavapalme (Attalea funifera) und im Fruchtfleische der Cocosnuss usw. Das Espartogras (Macrochloa tenacissima, aus Spanien und Nordwestafrika) liefert einen wichtigen Rohstoff für die Papierfabrikation.

Die verschiedenen Bastfasern sind selbst unter dem Mikroskop schwer voneinander zu unterscheiden. Die besten Kennzeichen bieten die Verdickung der Wände, ihr Verhalten gegen Reagentien, die Länge und Weite der Zellen usw.

Ausser den Bastfasern werden auch andere Rohstoffe aus dem Pflanzen- und Tierreich zur Fabrikation von Stoffen u. dergl. verwertet. Die wichtigsten sind die folgenden: Baumwolle (Fig. 302 *D*), die Samenwolle der Baumwollpflanze oder des Baumwollstrauchs, einzellige, lufterfüllte Haare, in der Regel 2—4 cm lang, mit relativ dünner Wand und weitem Zellraum ($^1/_2$—$^2/_3$ des ganzen Querschnitts), welche in trockenem Zustande bandförmig zusammenfallen und sich um ihre Längsachse drehen; wie die meisten Haare besitzen sie eine Cuticula, welche dagegen allen Bastfasern fehlt. — Seide (Fig. 302 *B*) ist ein tierisches Sekret, welches unregelmässig kantige oder schmalgeflügelte, solide, beinahe strukturlose Fäden bildet; sie wird mit Chlorzinkjod gelb, während alle aus reiner Cellulose bestehenden Bastfasern darauf mit violetter Farbe reagieren. — Wolle (Fig. 302 *A*) besteht aus vielen verhornten Epidermiszellen; die Haare sind stielrund und besitzen ein eigentümliches schuppiges Aussehen. Chlorzinkjod färbt Wolle gelb.

Kap. 27. Leitungsgewebe.

173. Durch alle lebenden Teile der Pflanze hindurch geht der Stofftransport von einer Zelle zur andern und von einem Körperteil zum andern über oft sehr grosse Entfernungen hin vor sich. Wasser und darin gelöste Nährsalze werden durch die Wurzel aufgenommen und aus dieser zur Sprossachse und den Blättern geleitet; von den Laubblättern gelangen die Stoffe in andere Pflanzenteile, zu den Knospen, den reifenden Früchten, den Speicherorganen usw. Geht diese Stoffwanderung in einer bestimmten Richtung vor sich, so entspricht dieser sehr oft die Form der Zellen, welche in der gleichen Richtung verlängert werden; je mehr sie sich strecken, desto geringere Hindernisse stellen sich der Stoffwanderung entgegen. Am deutlichsten wird dieses Princip in den Leitbündeln, also den Strängen, welche besonders für die Zwecke des Stofftransportes eingerichtet sind und welche in ähnlicher Weise wie die Adern im tierischen Körper ein zusammenhängendes, die ganze Pflanze durchziehendes System bilden. Diese Leitbündel, welche sich nur bei den höher organisierten Pflanzen finden, heissen Gefässbündel (in den Blättern Nerven, siehe S. 42). Sie bestehen teils aus sehr langgestreckten Zellen, teils (bei den Gefässkryptogamen und den Phanerogamen) aus Gefässen (siehe S. 187), welche sich in wasserführende Holzgefässe und in eiweissführende Siebgefässe trennen und je nach ihrem Inhalt sehr verschieden gebaut sind; zum Teil haben wir es hier auch mit toten Elementen zu tun.

174. Wasserleitende Röhren (tracheale Elemente). Die zur Wasserleitung dienenden Röhren der Pflanze treten in zwei Formen auf: Holzgefässe (Tracheen) und Tracheïden. Im grossen und ganzen gleichen sie einander; ihre Wände verholzen und sind mit den gleichen eigentümlichen Verdickungsformen ausgestattet. Während aber die Tracheïden einzelne, meist röhrenförmige Zellen von prosenchymatischer Form darstellen, bilden die Gefässe sehr lange Röhren (bis zu mehreren Metern lang); sie entstehen aus Zellen, welche in einer einzigen langen Reihe übereinander liegen und dadurch miteinander verschmelzen, dass die zwischenliegenden Wände teilweise durchbrochen werden (S. 187). Stehen diese Wände senkrecht zur Längsachse des Gefässes, so bildet sich in der Regel nur ein einziges grosses rundes Loch, welches indessen etwas kleiner ist als das Lumen des Gefässes, so dass eine ringförmige Leiste an der Wand zurückbleibt (Fig. 229 g^3, S. 187); steht die Wand dagegen ganz schräg, so werden mehrere Löcher oder meist parallele Querspalten in treppenförmiger Anordnung gebildet (Fig. 303). Die Zellen, welche zum Aufbau des Gefässes verwendet werden, heissen seine Glieder. Meist sind sie selbst in einem ausgewachsenen Gefässe deutlich zu erkennen (Fig. 229 g^3) und lassen sich leicht durch Maceration voneinander trennen. Die Gefässe sind ferner meist viel weiter als die Tracheïden und alle andern anatomischen Elemente. Zwischen Gefässen und Tracheïden lassen sich indessen keine ganz scharfen Grenzen ziehen, und es wird oft schwer, zu entscheiden, ob die trachealen Elemente zu den einen oder den andern gehören, so z. B. bei den Farnen, bei denen die Scheidewände in einem und demselben Rohre unverändert oder auch mehr oder weniger durchbrochen sein können. Sowohl Holzgefässe als Tracheïden sind tote Elemente; als Inhalt führen sie wässerige Flüssigkeit oder Luft, gelegentlich auch Reste von Protoplasma.

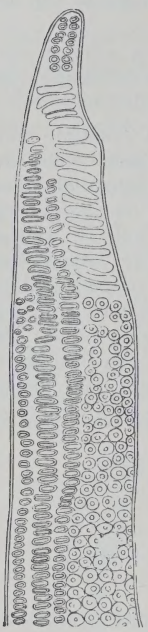


Fig. 303. Das Ende eines Tüpfelgefässes aus dem Holze der Platane; das Gefäss führt auf der einen Seite (rechts) kreisrunde, auf der andern Seite (links) länglichrunde Hoftüpfel in treppenförmiger Anordnung. Oben erscheint die Scheidewand gegen das benachbarte Glied mit treppenförmiger Durchbrechung.

Die Wände der Holzgefässe und Tracheïden sind immer verholzt und teilweise verdickt, und zwar lassen sich hauptsächlich vier verschiedene Formen der Verdickung unterscheiden. Die Einen besitzen ringförmige Verdickungsleisten mit dazwischen liegenden dünnen Wandstellen: Ringgefässe resp. Ringtracheïden. In anderen, den Schraubengefässen und Schraubentracheïden, treten die Verdickungsleisten in Form schraubiger Bänder auf; die dünnen Stellen bilden ebensolche Schrauben. Es können im gleichen Rohr auch mehrere Schraubenbänder einander parallel laufen (Fig. 304 *s*, Fig. 308). Diese beiden ersten

Gefässformen erscheinen besonders in den ältesten Teilen der Gefässbündel und stammen aus der Periode, in welcher der betreffende Pflanzenteil noch in die Länge wuchs; sie können sich mit diesem verlängern, ohne dass die Verdickungen dafür ein Hindernis bilden. Die Windungen in den Schraubengefässen sind daher um so steiler, je älter das Gefäss ist (*s* in Fig. 304 ist älter als s^1). Die Verdickungsleisten sitzen nicht in ihrer ganzen Breite fest der Wand auf; es bleiben also relativ grosse Partieen der Wand unverdickt, durch welche der Wasserstrom ungehindert passieren kann. Die Leisten lösen sich leicht von der Wand ab, und in mikroskopischen Präparaten sieht man oft losgerissene Schraubenbänder freiliegen.

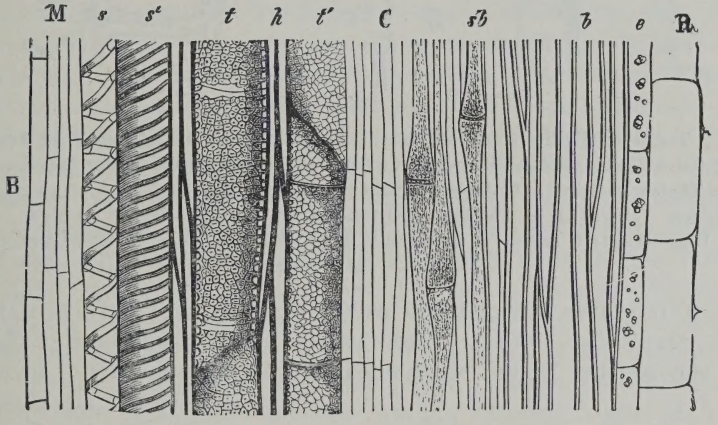
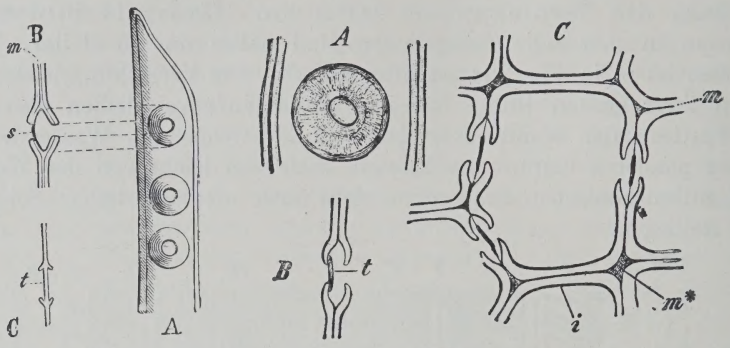


Fig. 304. Längsschnitt durch ein Gefässbündel aus dem Stengel der Sonnenblume *(Helianthus)*. *s* Schraubengefäss; *t* Tüpfelgefäss; *h* Holzfasern; *C* Cambium; *sb* Siebteil; *b* Bastfasern; *e* Stärkescheide; *R* Rinde. (Prantl.)

Die anderen Arten von Tracheen sind besonders für Pflanzenteile charakteristisch, welche ihr Längenwachstum beendet haben. In den Netzgefässen resp. Netztracheïden bilden die Verdickungsleisten zusammenhängende Netze, in welchen die dünneren Wandpartien als langgestreckte Maschen (Tüpfel) erscheinen (Fig. 229 g^1, g^3, S. 187); wenn die Maschen in regelmässigen senkrechten Reihen wie bei einer Leiter übereinander stehen, so sprechen wir von einem Gefäss mit leiterförmiger (treppenförmiger) Verdickung, einer besonderen Form der Netzgefässe (siehe Fig. 303). Eine letzte Form von Gefässen und Tracheïden bilden die mit Hoftüpfeln ausgestatteten Tüpfelgefässe (Fig. 304 *t'*) und Tüpfeltracheïden (Fig. 305, 223 *B*). Ein Hoftüpfel erscheint in der Aufsicht auf der Zellwand in Gestalt eines meist kreisförmigen, gelegentlich auch länglichrunden Ringes, welchen ein zweiter Ring gewöhnlich, wenn auch nicht immer, concentrisch umgibt (Fig. 303, 305, 306 *A*). Dieses Bild kommt dadurch zustande, dass die Tüpfel gegen den Zellraum zu enger sind als in der Wand selbst (also wie bei den Maschen der Netzgefässe; vergl. auch Ring- und Schraubengefässe). Der innere Ring gibt die Weite des

Tüpfels an seiner engsten Stelle, der äussere Ring seine grösste Weite an. Die beiden korrespondierenden Hoftüpfel zweier Nachbargefässe oder Nachbarzellen haben zusammen ungefähr die Gestalt einer hohlen biconvexen



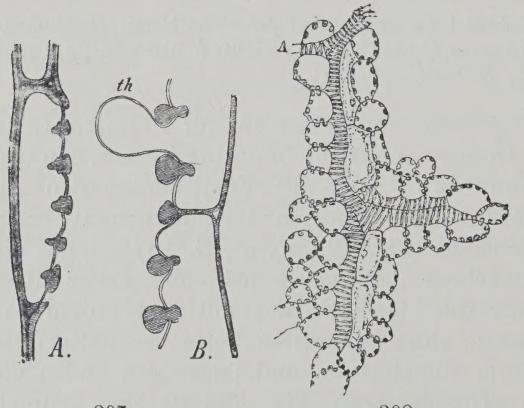
305 306

Fig. 305. Tracheïde mit Hoftüpfeln aus dem Holze der Kiefer. *A* Endigung einer Tracheïde von der tangentialen Fläche gesehen mit drei Hoftüpfeln. *B* Tracheïdenwand im Durchschnitt; *m* Mittellamelle; *s* Tüpfelschliesshaut. *C* Jüngeres Stadium durchschnitten, der Tüpfel ist eben im Begriffe, sich zu bilden (Prantl.) — Fig. 306. Kiefer. *A* ein Hoftüpfel in der Aufsicht, *B* im tangentialen Längsschnitt; *t* Torus. *C* Querschnitt durch eine Tracheïde; *m* Mittellamelle; *i* Grenzhäutchen. (Strasburger.)

Linse, welche der Länge nach durch die dünne Tüpfelschliesshaut geteilt wird (Fig. 306 *C*). Diese letztere ist übrigens auch nicht allenthalben von gleicher Dicke; an ihrem Rande ist sie sehr dünn, in der Mitte aber besitzt sie eine dickere scheibenförmige Partie, den Torus (siehe Fig. 306 *C*).

Die Entwicklungsgeschichte der Hoftüpfel wurde namentlich an der Fichte untersucht (von Russow). Der äussere Ring wird zuerst angedeutet durch die Bildung eines Primordialtüpfels, in dessen Mitte der Torus erscheint. Indem nun die Zellwand im Umkreise des Primordialtüpfels sich verdickt, und schräg nach innen gegen den Zellraum zu wächst, erhält der Hoftüpfel seine eigenartige Gestalt.

Wenn hofgetüpfelte Gefässe oder Tracheïden an Parenchymzellen grenzen, so wird der Hoftüpfel einseitig; er bildet sich dann nur auf den an jene stossenden Seiten aus und die Schliesshaut erhält keinen Torus (Fig. 307).



307 308

Fig. 307. *A* Holzparenchym (aus der Weide), welche nach rechts an ein Gefäss angrenzt und hier sechs einseitig behöfte Tüpfel trägt ($^{500}/_{1}$). *B* Grenze zweier Holzparenchymzellen (von *Carica Papaya*), welche links an ein Gefäss angrenzen; die eine von ihnen bildet eine Thylle (*th*). $^{500}/_{1}$. (Russow.) — Fig. 308. Gefässbündelenden (Nervenendigungen) aus der Blattspreite der Syringe; sie bestehen aus Schraubentracheïden. (Frank.)

Die jüngsten, weitesten Gefässe der Gefässbündel sind meist Tüpfelgefässe, in deren Gesellschaft oft hofgetüpfelte Tracheïden auftreten. Die Gefässe kommen besonders in den Sprossachsen zur Verwendung, wo ja die grossen Hauptbahnen der Wasserbewegung verlaufen, die Tracheïden dagegen in den dünneren und meist netzförmig verzweigten Nerven des Blattes (Fig. 308). Das Holz der Nadelbäume besteht ausschliesslich aus solchen Tracheïden und aus Parenchym; hier sind Ring- und Schraubengefässe nur auf die allerfrühesten Gefässbündelanlagen beschränkt. Der Holzteil der Farne besteht in der Hauptsache aus Treppengefässen oder Treppentracheïden mit spaltförmigen Hoftüpfeln.

175. Bedeutung der Verdickung und Verholzung der Wände. Gefässe und Tracheïden fungieren sowohl als wasserleitende Röhren wie als Wasserbehälter. Der Inhalt dieser Wasserröhren ist wässrige Flüssigkeit oder Luft oder beides gleichzeitig, und da sie als tote Elemente keinen Turgor erzeugen können, so müssen ihre Wände auf Widerstand gegen den Druck von seiten der umgebenden turgescenten Gewebe eingerichtet sein; ganz besonders notwendig wird diese Einrichtung, wenn die Luft in den Gefässen verdünnt ist, wie es oft vorkommt, wenn das Wasser durch Verdunstung aus den Gefässen ausgetreten ist, bevor dafür Ersatz von unten nachgeschafft wurde. (Dieser negative Druck in den Gefässen kann sehr bedeutend werden; schneidet man in solchen Fällen einen Zweig unter Quecksilber durch, so kann es bis zu 70 cm hoch in die Gefässe hinauf getrieben werden.) Daraus ergibt sich auch, warum die Wände durch Verdickung und Verholzung versteift werden müssen. Auf der andern Seite würde die Verdickung der Wände nicht sehr weit gehen können, ohne dass die Wanderung des Wassers aus den Gefässen in die umgebenden Parenchymzellen und umgekehrt erschwert würde; dieser Gefahr begegnen die dünnbleibenden Wandteile.

Zwischen der Gefässweite und dem Grade der Verdickung besteht eine Wechselbeziehung der Art, dass die zuerst gebildeten Gefässe (Ring- und Schraubengefässe) die engsten sind und die schwächsten Wände besitzen, während die zuletzt gebildeten und sehr weiten Tüpfelgefässe die stärksten Wände haben und auch notwendigerweise haben müssen (vergl. g^1, g^2 und g^3 in Fig. 229, s, s^1 und t in Fig. 304). Mit Hilfe der Hoftüpfel wird die Wandfläche, welche für die Diffusion zur Verfügung steht, so gross wie möglich gemacht, während gleichzeitig die Wände eine bedeutende Festigkeit erlangen. Die Gefässe haben also auch mechanische Bedeutung.

Im übrigen können wir den Bau der Hoftüpfel noch nicht vollkommen erklären. In vielen Fällen ist die Schliesshaut stark nach der einen oder andern Seite zu gewölbt, so dass der Torus gerade die Tüpfelmündung verschliesst (Fig. 305 *B* und Fig. 306 *B*), und da der Torus, wie es scheint, Wasser nur schwer passieren lässt, muss der Verkehr durch den Tüpfel behindert werden, sobald die Schliesshaut in der beschriebenen Weise

an die Tüpfelmündung angepresst wird. Bei den Hoftüpfeln haben wir es also wohl mit einer Art kleiner Ventile zu tun; wir wissen aber nicht, unter welchen Umständen und warum sie in der angeführten Weise fungieren. Bei den Nadelhölzern sitzen die Hoftüpfel immer nur auf den radialen Wänden der Tracheïden; wir könnten daraus entnehmen, dass der Wasserstrom eher in tangentialer als in radialer Richtung fliesst.

Die Gefässe dienen bei ihrer grossen Länge und Weite besonders zum Wassertransport auf grössere Entfernungen. Die grössten Gefässe finden wir bei den Lianen; die Stämme sind ja hier im Verhältnis zu ihrer bedeutenden Länge ausserordentlich dünn, so dass die wasserleitenden Röhren so weit wie irgend möglich sein müssen. Man kann auch die Gefässe schon mit dem blossen Auge sehr deutlich erkennen (siehe z. B. Spanisch Rohr, Weinstock, Hopfen, Kürbis u. a.); sie können grosse Mengen von Wasser leiten, welches ausströmt, wenn man aus der Sprossachse ein Stück ausschneidet. Die engsten und am weitesten reducierten Gefässe finden wir naturgemäss bei denjenigen Pflanzen, welche am wenigsten auf die Wasserleitung angewiesen sind, nämlich bei den Wasserpflanzen. Zwischen der Grösse der Verdunstung und der Weite der Holzgefässe besteht nachweislich ein gewisser Zusammenhang. — Gefässdurchschnitte in Mikromillimetern (d. h. $^1/_{1000}$ mm): 28 beim Buchsbaum, 60 bei der Linde, 85 bei der Birke, 200—300 bei der Eiche, 350 bei Calamus Rotang, im allgemeinen bei Lianen 200—600. Die grösste gefundene Weite beträgt ca. $^6/_{10}$ mm.

176. Thyllen. Ältere Gefässe, besonders Tüpfelgefässe werden oft durch ein Gewebe von dünnwandigen, rundlichen oder schliesslich infolge des gegenseitigen Druckes vielseitigen Parenchymzellen ausgefüllt, welchen man die Bezeichnung Thyllen gegeben hat (*θύλις*, Sack). Dieses Gewebe entsteht in der Weise, dass benachbarte Parenchymzellen in die Gefässe hineinwachsen (Fig. 307 *B*); in der Regel bleiben sie dauernd auf dem Stadium solcher Ausstülpungen stehen und werden nur selten durch eine Wand von der Mutterzelle getrennt. Die Thyllen treten sowohl in pathologischen Fällen, z. B. unter den Schnittflächen bei Stecklingen, als auch in der normalen Ausbildung der Pflanzenteile, z. B. in altem Holze auf; sie sollen, wie es scheint, die Gefässe an besonderen Stellen verstopfen. Bei einigen Pflanzen kommt es regelmässig im Herbst zum Verschlusse der im Frühjahr gebildeten Gefässe. Thyllen sind sowohl bei Monokotylen als bei Dikotylen gefunden worden; bei Gymnospermen und Pteridophyten sind sie selten; man hat sie übrigens auch in den Coniferenresten des Bernsteins gefunden.

177. Siebröhren. Zum Transport und vielleicht auch für die Zubereitung und Speicherung von Eiweissstoffen usw. dienen wohl die strangförmigen Gewebe, welche wir als Siebgewebe (Siebteil, Phloëm oder Leptom) bezeichnen und welche teils aus sehr langgestreckten lebenden Zellen, teils aus Siebröhren sich aufbauen.

Die Siebröhren sind lange röhrenförmige Gebilde, welche bei Monokotylen und Dikotylen in ähnlicher Weise zu Stande kommen wie die Holzgefässe und daher Siebgefässe genannt werden können. Auch sie

entstehen aus Zellen, welche in Längsreihen liegen. Diese Mutterzellen werden zuerst durch Längswände in eine weitere und eine Anzahl von engeren Zellen geteilt; im Querschnitt erscheint dann die weitere Zelle von kleineren, drei- bis vierkantigen Zellen umgeben, welche gleichsam aus der Mutterzelle herausgeschnitten sind (Fig. 310, 313 *A*, 322). Die weiteren Zellen werden zu Siebröhrengliedern, und die zwischen ihnen liegenden Wände werden ebenso wie in den Holzgefässen durchlöchert; die engeren

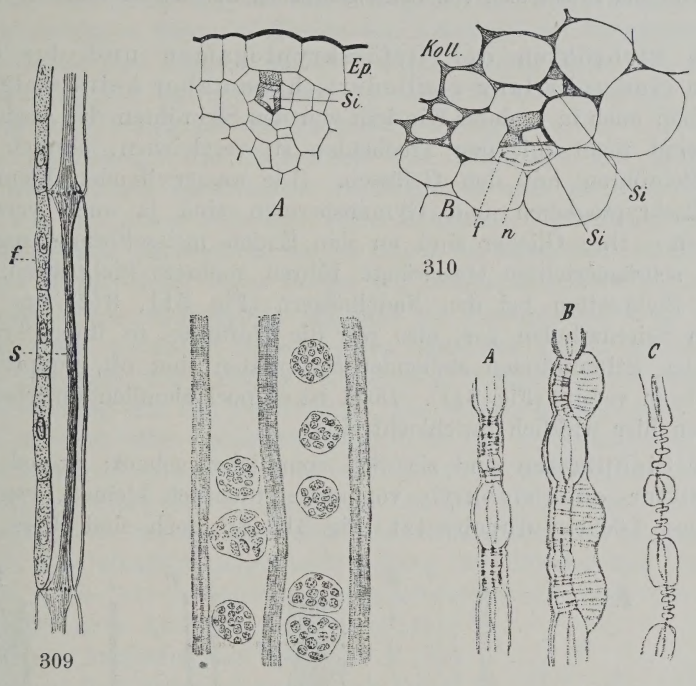


Fig. 309. Glied einer Siebröhre mit Geleitzellen *(f)*; *s* Schleimstrang. (A. Fischer.) — Fig. 310. Siebstränge von *Cucurbita Pepo* (Querschnitt). *A* ganz kleiner Siebstrang unmittelbar unter der Epidermis *(Ep)*. *B* zwei Siebstränge an der Grenze des Collenchyms *(Koll.)*; *Si* Siebröhren; *f* Geleitzellen; *n* Nebenzelle. (A. Fischer.) — Fig. 311. Teile von zwei Siebröhren der Kiefer; in der einen Siebröhre sind 3, in der anderen 5 Siebfelder; in jedem Siebfeld werden viele Siebplatten mit äusserst feindurchlöcherten Siebtüpfeln sichtbar. (Strasburger.) — Fig. 312. Aus der Wand einer Siebröhre der Kiefer (nach Behandlung mit Chlorzinkjod). *A* vor, *B* nach dem Auftreten des Callus; *C* eine ausser Wirksamkeit getretene Siebröhre. (Strasburger.)

Zellen sind ihre Geleitzellen, welche vielfache Querteilungen eingehen (Fig. 309). Wenn die Endwände wagrecht stehen, so haben die Siebröhren nur eine Siebplatte, d. h. sie werden von einer Gruppe kantiger oder runder Löcher durchsetzt; die ganze Querwand wird zur Siebplatte (Fig. 313 *A*, 314). Stehen sie dagegen schräg, so werden sie mit mehreren Siebplatten, d. h. mehreren Gruppen von Löchern, ausgestattet, in ähnlicher Weise, wie es bei den schräg gestellten Querwänden in den Holz-

gefässen der Fall ist. Siebplatten kommen ausserdem häufig in den Seitenwänden der Siebröhren vor (Fig. 313 *C*). Die Endflächen der Siebröhrenglieder und der mit ihnen gleichzeitig entstandenen Geleitzellen liegen natürlich in gleicher Höhe (Fig. 309, 313); oft aber wird dieses Verhältnis durch gleitendes Wachstum und durch die Querteilung der Geleitzellen etwas verwischt. — Bei den Cucurbitaceen werden nach A. Fischer überdies einige andere Zellen, Nebenzellen, ausgeschnitten, welche nach ihrer späteren Entwicklung, nach Gestalt und Inhalt sich von den eigentlichen Geleitzellen unterscheiden (siehe Fig. 310).

Die Siebröhren der Gefässkryptogamen und der Gymnospermen sind sehr lang gegliedert, haben aber keine Geleitzellen und weichen auch in anderer Hinsicht von den Siebröhren der Angiospermen ab; sie sind mehr mit den Tracheïden zu vergleichen, ähnlich wie die echten Siebröhren mit den Gefässen. (Die wasserleitenden Elemente bei den Gefässkryptogamen und Gymnospermen sind ja auch vorzugsweise Tracheïden.) Ihre Glieder sind an den Enden meisselförmig zugeschärft, und die schräggestellten Querwände führen mehrere Siebplatten. Ferner kommen Siebplatten bei den Nadelhölzern (Fig. 311, 312) nur auf den radialen Seitenwänden vor, also wie die Hoftüpfel in ihren Tracheïden. Die an den Seitenwänden stehenden Siebplatten sind oft gruppenweise zu Siebfeldern vereint (Fig. 311). Doch ist es noch ziemlich unsicher, ob die Siebplatten hier wirklich durchlocht sind.

Die Siebplatten sind ziemlich compliciert gebaut; einmal sind die Wände gitter- oder siebartig von ausserordentlich kleinen, runden oder vielkantigen Löchern durchsetzt (Fig. 313 *A*); doch sind diese letzteren

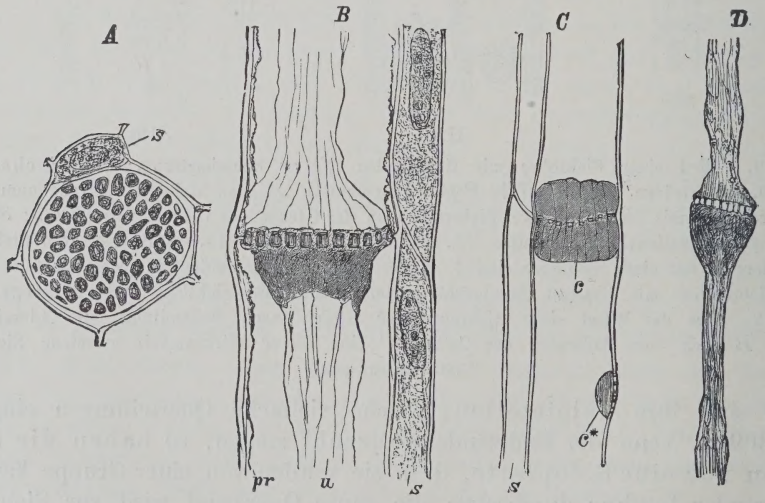


Fig. 313. *Cucurbita Pepo.* Teile von Siebröhren. *A* Siebplatte von oben gesehen. *B* Siebröhre im Längsschnitt; *pr* wandständiges Plasma; *u* Schleimstrang. *C* Siebröhre im Längsschnitt mit stark callöser Siebplatte; *c** ist eine auf der Seitenwand stehende einseitige Callusplatte. *D* Inhalt zweier Siebröhrenglieder nach Auflösung der Wände; *s* Geleitzellen. (Strasburger.)

ringsum mit einer eigenartigen, stark lichtbrechenden Masse, dem sog. Callus, ausgekleidet, welcher beide Seiten der Platte bedecken kann. Die Mächtigkeit des Callus ändert sich je nach der Jahreszeit und dem Alter des Siebrohres; so nimmt der Callus bei vielen mehrjährigen Pflanzen bei Beginn des Winters an Mächtigkeit zu, so dass die Löcher vollständig geschlossen werden und die Platte von einer dicken Callusmasse bedeckt wird (Fig. 312, 313, *C* verglichen mit *B*); die Glieder der Siebröhren werden auf diese Weise vollständig gegeneinander abgegrenzt. Beim Herannahen des Frühjahrs erscheinen dann die Kanäle von neuem in der Siebplatte dadurch, dass der Callus sich langsam auflöst; dieser letztere dient also zur Regulierung der Tätigkeit des Siebrohres. In alten Siebröhren bringt der Callus einen dauernden Verschluss der Siebplatten zuwege.

Die Zellwände der Siebröhren wie überhaupt des ganzen Siebgewebes weisen keine wesentlichen Verdickungen auf; sie sind dünn und bestehen aus fast reiner Cellulose. Eine besondere Versteifung der Wände ist hier auch nicht erforderlich, da ihr Inhalt sie turgescent erhält, und das Siebgewebe in der Regel einen Panzer von Festigungsgewebe besitzt.

Inhalt. Die Geleitzellen behalten ihr Protoplasma und den Zellkern (Fig. 309); sie haben zumeist einen dunkleren Inhalt als die übrigen Elemente (Fig. 310, 322), führen aber niemals Stärke. Durch Poren stehen sie in Verbindung mit den Siebröhren. Die Siebröhrenglieder behalten ebenfalls dauernd eine wandständige Schicht von Cytoplasma mit Leucoplasten (Fig. 313 *B*); sie sind lebende Elemente, wiewohl ihre Zellkerne frühzeitig verschwinden. In ihrem Inneren bilden sich eiweisshaltige Schleimmassen, in vielen Fällen auch kleine Stärkekörner. Im ganzen stellt der Inhalt eine alkalisch reagierende Lösung von Eiweiss und verwandten Stoffen dar. Die Durchlöcherung der Querwände bringt alle Glieder eines Siebrohres in Verbindung miteinander; durch Auflösung der Wände, z. B. mit Schwefelsäure, lässt sich nachweisen, wie feine, die Löcher der Siebplatte durchsetzende Stränge einen Gliedinhalt mit dem andern verbinden (Fig. 313 *D*).

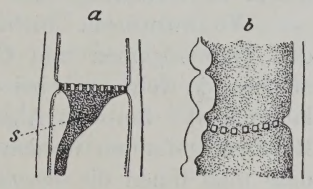


Fig. 314. Siebröhren von *Cucurbita Pepo*. *a* aus einem Exemplar, welches bei der Präparation erst zerschnitten und darauf in kochendes Wasser getaucht wurde: *b* aus einem Exemplar, das unbeschädigt direkt in heisses Wasser kam. (A. Fischer.)

Der Inhalt eines unbeschädigten Siebrohres ist in Fig. 314 *b* abgebildet. Bei den gewöhnlichen Präparationsmethoden aber, bei denen die Pflanzenteile in Schnitte zerlegt werden, erhält man ein anderes Bild und zwar erscheint dann der Inhalt als gelblicher, stark lichtbrechender Schleimstrang (siehe in Fig. 314 *a*, 309), welcher in der Regel mitten im Siebrohre liegt, in seiner Mitte am dünnsten ist und sich trompetenförmig über die Querwände ausbreitet, wo er einen Schleimpfropfen bildet, dessen Fortsätze in die Löcher der Siebplatte eindringen (Fig. 313 *D*).

Diese Schleimstränge entstehen in der Weise, dass beim Schneiden etwas wasserreiche Flüssigkeit aus der Eiweisslösung herausgepresst wird und die Siebröhren sich zum Teil leeren; der substanzreiche Rest des Inhalts sammelt sich zu einem Strang und wird nach dem einen oder dem andern Ende des Siebrohres hin verschoben.

Funktion. Die Annahme, dass das Siebgewebe vor allem Leitungsgewebe und vielleicht auch Entstehungs- und Aufbewahrungsort für Eiweissstoffe usw. sei, stützt sich unter anderem auf die Beobachtung seines ganzen Verlaufs und seines Vorkommens in den Pflanzen sowie auf eine vergleichende Schätzung seiner Entwicklung in Organen mit verschiedenen Bedürfnissen an eiweisshaltiger Nahrung, wobei sich herausstellt, dass es eben da am mächtigsten ist, wo diese Bedürfnisse vermutlich am grössten sind. Eine weitere Stütze für diese Auffassung haben Entrindungsversuche (Ringelungsversuche) gebracht, welche wir später noch zu behandeln haben werden. Wir sprechen hier namentlich von den Siebröhren selbst, wogegen die Funktion der Geleitzellen und ebenso der Cambiformzellen, welche in ihrer Begleitung auftreten, noch sehr unsicher ist. Bei den Lianen treffen wir die weitesten Siebröhren, ebenso wie wir bei ihnen die weitesten Holzgefässe gesehen haben (z. B. Kürbis, Hopfen, Weinstock, Rotangpalme u. a.).

Wenn die Siebröhren funktionslos werden (in älteren Teilen von Sprossachsen mit andauerndem Dickenwachstum), so tritt oft Obliteration ein, d. h. die Siebröhren werden samt ihren Geleitzellen und anderen Siebgewebselementen durch die umgebenden Gewebe zusammengedrückt und collabieren; die Zellräume verschwinden oder sind nur noch als enge, gebogene Spalten in den von den Zellwänden gebildeten weisslichen Massen sichtbar, welche man früher als ein eigenes Gewebe, das Hornprosenchym (Fig. 218 *s*, S. 169) aufgefasst hat. Der Callus wächst erst bedeutend an und verstopft alles, scheint aber endlich zu verschwinden (Fig. 312 *C*); der Schleim erstarrt zu einem Schleimstrang oder verschwindet nach und nach.

Vorkommen. Siebröhren finden sich nicht nur, wie die Gefässe, bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen, sondern auch bei Algen und Moosen, ja wohl auch bei gewissen Pilzen, wie dem Hausschwamm (Merulius lacrymans). Bei den Algen sind sie bloss in den grösseren Braun- und Rotalgen gefunden worden; sie sind hier so lang, dünn und reich verzweigt, dass man ihnen die Bezeichnung Siebhyphen gegeben hat (Wille).

178. Milchsaftbehälter. Milchsaft ist eine weisse, selten gelbe (Chelidonium) oder rötliche Flüssigkeit; er wird in cylindrischen Röhren geführt, welche gewöhnlich ein stark verzweigtes System durch die ganze Pflanze hindurch bilden und meist innerhalb oder parallel mit den Leitbündeln, besonders in der Nachbarschaft des Siebteiles, verlaufen. Ihre Wände bestehen immer aus Cellulose; sie sind dünn und glatt, ohne Andeutung von Poren oder irgend einer anderen Skulptur. In seltenen Fällen (bei gewissen Euphorbien) werden sie dicker und erhalten kleine Poren. Sie sind lebende Elemente und führen oft viele Zellkerne. Wir unterscheiden gegliederte Milchröhren oder Milchgefässe, deren Entstehung wir auf S. 188 erwähnt haben, und ungegliederte Milch-

röhren (Milchzellen); diese letzteren sind einzelne, zu reich verzweigten Röhren auswachsende Zellen, welche an die ungegliederten Hyphen der Phycomyceten (siehe z. B. Fig. 10, S. 9) erinnern und ebenso wie diese selbständiges Spitzenwachstum besitzen. Während die Milchgefässe ein reich verzweigtes Netz bilden, kommen bei den Milchzellen solche netzförmigen Verbindungen nicht vor. Bei den Euphorbiaceen u. a. hat man die Anlage zu Milchzellen schon im Keime gefunden und zwar nur in ganz geringer Zahl; da nun später keine neuen Milchzellen angelegt werden, so müssen wir die Milchröhren, welche wir allenthalben in sämtlichen Teilen der Pflanze antreffen, als Verzweigungen dieser wenigen ursprünglichen Anlagen betrachten.

Milchsaftbehälter im allgemeinen kennen wir nur bei wenigen Familien. Milchgefässe finden sich bei: Papaveraceen, den zungenblütigen Compositen, Convolvulaceen, Campanulaceen, einigen Araceen u. a., Milchzellen bei: Euphorbiaceen, Urticineen, Apocyneen und Asclepiadeen.

Die Milchröhren stehen entweder unter Druck von seiten der umgebenden turgescenten Gewebe oder sie besitzen selbst Turgor; wenn also eine Milchsaft führende Pflanze durchschnitten wird, so muss notwendigerweise Milch ausfliessen.

Der Milchsaft besteht zum grössten Teil aus Wasser; in diesem aber finden sich gelöst oder in Gestalt kleiner Tröpfchen und Körnchen suspendiert viele verschiedene Stoffe, z. B. Zucker, Gummi, Kautschuk, Fett, Alkaloïde, bei Euphorbia Stärkekörner u. s. Von grosser technischer Bedeutung ist der Milchsaft bestimmter Pflanzen durch seinen Reichtum an Kautschuk- oder Guttaperchakörnchen; diese Stoffe lassen sich durch Eindampfen des Milchsaftes gewinnen; Kautschuk, insbesondere von Ficus elastica (Gummibaum, Ostindien) und anderen Ficusarten, Siphonia elastica und Manihot Glaziovii (Euphorbiaceen, Südamerika), dem Brotfruchtbaum, indischen Apocynaceen u. a.; Guttapercha von Sapotaceen des tropischen Asiens, besonders von Isonandra gutta (Indien, Sundainseln). Medizinisches Interesse besitzt der Milchsaft einiger Pflanzen durch seinen Gehalt an Alkaloïden. Hierher gehört das Opium, der eingetrocknete Milchsaft der unreifen Kapseln von Papaver somniferum (Asien); der eingetrocknete Milchsaft von Euphorbia resinifera („Euphorbium“) und von Lactuca virosa („Lactucarium“) wird gleichfalls in der Medizin gebraucht.

Die Rolle des Milchsaftes im Leben der Pflanze ist noch nicht mit Sicherheit bekannt. Vielleicht sind die Milchröhren in ähnlicher Weise zur Stoffleitung bestimmt, wie die Holzgefässe und die Siebröhren; dafür spricht, dass man in ihnen Strömung beobachtet hat, dass sie oft die Leitbündel, namentlich den Siebteil, begleiten und, wie es scheint, auch diesen vertreten können. Auch lässt sich oft feststellen, dass das Siebgewebe um so schwächer entwickelt ist, je reicher sich das Milchrohrsystem in einer Pflanze ausbildet, z. B. bei Taraxacum und den Asclepiadeen. Dass sie eine Rolle im Stoffwechsel der Pflanze spielen, geht auch daraus hervor, dass ihr Gehalt an Inhaltsstoffen Schwankungen unterworfen ist, welche den Phasen in der Entwickelung der Pflanze parallel gehen. Im übrigen mag

der Milchsaft wohl auch in vielen Fällen zum Verschluss von Wunden, vielleicht auch als Schutzmittel gegen pflanzenfressende Tiere dienen, bei Xerophyten auch als Wasserreservoir.

179. Leitbündel (Gefässbündel). Holzgefässe oder Tracheïden und Siebröhren bilden nur selten je für sich allein Leitbündel (einfache Leitbündel). Solche Stränge, welche nur aus Tracheïden gebildet sind, finden sich kaum ausser an den äussersten Enden mancher Blattnerven (Fig. 308). Dagegen treten Tracheïden und holzgefässähnliche Elemente in bestimmten Fällen in anderer Anordnung als der Strangform, wohl aber mit der gleichen Aufgabe wie sonst, auf: nämlich provisorisch Wasser zu speichern, um es später abzugeben, worauf sie sich mit Luft füllen, z. B. die Wasserzellen bei Sphagnum (Fig. 228, S. 187), die Wurzelhülle gewisser epiphytischer Orchideen und Araceen (siehe unter Wasseraufnahme oberirdischer Organe); isolierte oder zu Gruppen gesammelte Tracheïden bei Salicornia, Nepenthes, Crinum, den Blättern gewisser epiphytischer Orchideen usf. Holzgefässe sind im Grunde genommen nur solche zu Strängen vereinte Wasserzellen mit der gleichen Funktion. Ausschliesslich aus Siebröhren mit Geleitzellen bestehende Stränge finden sich z. B. bei Cucurbitaceen (Fig. 310 und 286, S. 227) und in einer Reihe von dicken fleischigen Organen sowie im Mark mancher Pflanzen (Fig. 326, S. 260) und in bestimmten Algen und Moosen (vergl. den Bau der Wurzeln § 182.)

Gewöhnlich aber werden wasserleitende Elemente und Siebröhren mit Zellen von verschiedener Gestalt zu strangförmigen zusammengesetzten Leitbündeln (Gefässbündeln, Nerven) vereint, welche in allen mächtigeren Pflanzenteilen die Bahnen für die Stoffwanderung bilden und stark verzweigt sein können (besonders Blattnerven). Im Gegensatz dazu gehen die Milchröhren ihren eigenen Weg; sie durchziehen besonders das Grundgewebe ausserhalb der Leitbündel, wenn auch, wie oben angegeben, sich manchmal gewisse Beziehungen zu diesen beobachten lassen.

Zusammengesetzte Gefässbündel bestehen in der Regel aus folgenden Elementen:

1. Wasserleitende Röhren (Holzgefässe und Tracheïden, $s—t$ in Fig. 304).

2. Eiweissleitende Röhren (Siebröhren mit ihren Geleitzellen), zu welchen gewöhnlich noch „Cambiformzellen“ treten; sb in Fig. 304.

3. Leitparenchym, d. h. parenchymatische oder röhrenförmige Zellen, lebende dünnwandige Elemente, welche Zucker und *transitorische Stärke* führen, d. h. sehr kleine Stärkekörner, welche nur vorübergehend in den Zellen auftreten, um bald wieder verbraucht zu werden. Oft legt sich das Leitungsparenchym in Form dünnwandiger einschichtiger Scheiden um das Gefässbündel, besonders um die Blattnerven (Stärkescheiden, siehe Fig. 304 *e*)[1]).

---

[1]) Ob die Stärkescheiden wirklich als Bahnen für wandernde Stärke dienen, ist nach neueren Untersuchungen zweifelhaft geworden (Hesse, Němec).

4. Oft werden Bast- oder Holzfasern als versteifende oder schützende Elemente in die Bündel aufgenommen; sie keilen sich entweder zwischen die leitenden Elemente ein oder legen sich in Gestalt von Schutzscheiden (Endodermis) um die Bündel oder sie bilden mechanisch wirksame Stränge, welche besonders einer oder zwei Seiten (der Aussen- und der Innenseite) aufliegen (siehe die Figuren auf S. 234 und *h*—*b* in Fig. 304).

5. Eine besondere Art Endodermis oder Scheide endlich, deren Funktionen vermutlich darin besteht, die Saftströme auf bestimmte Bahnen zu begrenzen, während ihre mechanische Bedeutung in Anbetracht ihrer Dünnwandigkeit nur gering sein kann, findet man häufig um einzelne Stränge oder um das ganze Leitungssystem gelegt. Ihre Zellen sind langgestreckt parenchymatisch, ihre Wände mehr oder weniger verkorkt, so dass diese Schutzscheiden mit Ausnahme bestimmter Stellen, an denen die Wände nicht verkorken (Durchlasszellen), impermeabel sind. In vielen Fällen sind nur die radialen Wände (die Seitenwände) dieser Endodermen verkorkt; unter dem Mikroskope erscheinen diese Wände im Längsschnitt mehr oder weniger stark gewellt; im Querschnitt durch den Strang aber zeichnen sie sich durch einen kleineren oder grösseren dunklen Fleck aus, gerade als ob sie an den betreffenden Stellen etwas verdickt seien (Caspary'sche Punkte, Fig. 318 *e*); es handelt sich aber hier nicht um eine Verdickung der Wand, sondern nur um jene Wellung der Seitenwand, welche im Schnitt gesehen als Punkt oder kurzer Strich erscheint. Während nun einige Forscher (Schwendener) annehmen, dass die Wellungen nur daher rühren, dass die verkorkten Wände sich nicht im gleichen Masse wie die gedehnten Cellulosewände der umgebenden Gewebe verkürzen können, wenn die Gewebe bei Herstellung des Präparates ihren Turgor verlieren, und sich daher in Falten legen müssen, wird von anderer Seite geltend gemacht (van Wisselingh), dass die Wellung in bestimmten Fällen sich auch in den unbeschädigten Pflanzenteilen beobachten lässt. Über die physiologische Bedeutung derartiger, nur durch Verkorkung der Radialwände ausgezeichneter Scheiden ist man sich noch nicht im klaren (siehe S. 252). Der besondere Bau der Gefässbündel und ihrer Scheiden in Sprossachse, Blatt und Wurzel wird im nächsten Abschnitt besprochen.

Fünfter Abschnitt.

Anatomie der Wurzel, der Sprossachse und des Blattes.

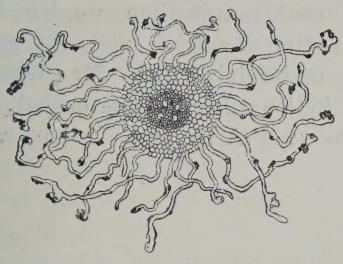
Kap. 28. Wurzelanatomie.

180. Ein Querschnitt durch eine junge Wurzel lässt folgende Gewebe erkennen: 1. Zu äusserst die Epidermis mit den Wurzelhaaren, 2. die Rinde und 3. den Centralcylinder mit den Gefässbündeln und etwaigem Festigungsgewebe (Fig. 315). Im Kap. 23, z. B. auf S. 195 ff., wurde besprochen, in welcher Weise diese Gewebe sich allmählich aus dem noch ganz undifferenzierten und ebenmässigen Gewebe entwickelt haben. Alle Wurzeln haben in den Grundzügen den gleichen Bau, ob sie nun den Gefässkryptogamen oder den Phanerogamen angehören. Aber nur bei den Dikotylen und den Nadelhölzern vermag die Wurzel sekundär in die Dicke zu wachsen (mit Ausnahme einzelner Monokotylen).

181. Hautgewebe, Rinde. Die jüngsten Teile der Wurzel sind von einer einschichtigen Epidermis mit dünnen und nicht oder beinahe nicht cutinisierten Aussenwänden bedeckt. Die Epidermiszellen sind meist reich an Plasma. Nach Abschluss des Längenwachstums gehen Wurzelhaare aus Ausstülpungen der Epidermiszellen hervor (Figg. 317, 315 u. Figg. 257, 258), so dass die Oberfläche der Wurzel ganz wesentlich vergrössert wird (siehe S. 26). Diese Wurzelhaare sind zumeist lange, senkrecht von der Wurzel ausstrahlende, nur selten verzweigte, an ihrer Spitze abgerundete Gebilde; sie sind fast immer einzellig, protoplasmareich und dünnwandig wie die Epidermis der Wurzel selber. Sie legen sich innig den Erdpartikeln an, mit welchen sie durch Verschleimung der äussersten Wandschicht fest verkleben (Fig. 316), so dass man häufig die Wurzel selbst durch sorgfältiges Waschen nicht ganz von den Erdpartikeln befreien kann, welche die Wurzelhaare oft mit ihren unregelmässig geformten Enden umfassen (siehe Kap. 13).

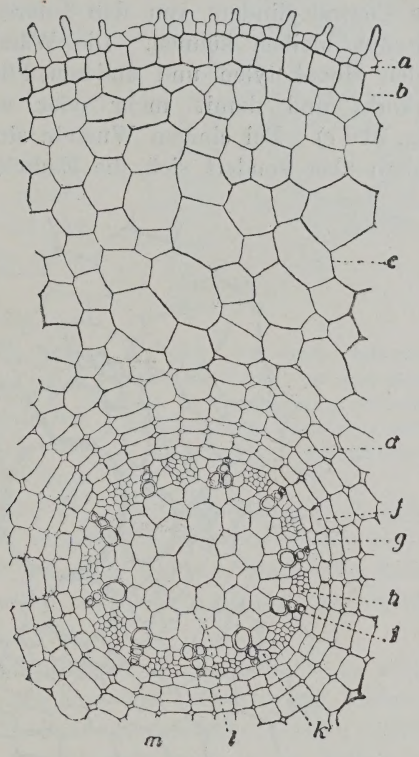
Die Wurzelepidermis mit ihren Haaren stirbt in der Regel schon nach kurzer Zeit ab (schon nach wenigen Tagen oder Wochen) und wird dann durch ein anderes Hautgewebe ersetzt, welches von der Rinde oder dem Pericykel stammt, und zwar entweder durch eine Exodermis (die äusserste Rindenzellschicht) oder durch Kork, letzteres namentlich in Wurzeln mit Dickenwachstum.

Die Wurzelrinde besteht aus farblosen Parenchymzellen, welche oft ganz regelmässig teils strahlig, teils in concentrischen Ringen liegen (Fig. 317 *c*, *d*). In vielen Fällen lassen sich eine Aussen- und eine Innenrinde unterscheiden, oder man findet auch z. B. drei Gewebspartien, von denen die mittlere grosse Lufträume führt (Fig. 320), während die unregelmässig angeordneten Zellen der äussersten dicht zusammenschliessen, und



315

316



317

Fig. 315. Querschnitt durch eine Wurzel mit den drei Hauptgewebsgruppen: Epidermis mit Wurzelhaaren, Rinde und Centralcylinder. — Fig. 316. Wurzeln der Quecke *(Triticum repens)* in sandiger Erde. (Mangin.) — Fig. 317. Querschnitt durch eine zehnstrahlige Aloëwurzel; *a* Epidermis mit jungen Wurzelhaaren; *b* Exodermis; *c* Aussenrinde; *d* Innenrinde; *f* Endodermis; *g* Pericykel; *h* Siebteil; *i* Holzteil; *k* Markstrahlen; *l* Mark; *m* vierkantige Intercellularräume. (Hérail und Bonnet.)

die innerste Partie mit kleineren Intercellularräumen, welche auch ganz fehlen können, und deutlich radial geordneten Zellen ausgestattet ist (Fig. 317 *d*). Die innerste und oft auch die äusserste Zellschicht sind abweichend gebaut und werden als Endodermis bezw. Exodermis bezeichnet.

Die Endodermis bildet nur eine einzige Zellschicht, deren prismatische, oft langgestreckte Zellen ohne Zwischenräume sich eng aneinander schliessen (Fig. 317 *f*, 318 *e*). Im Querschnitt durch die Wurzel erscheinen sie in der Regel tangential gestreckt, und an den radialen Seitenwänden

fallen uns jene oben (S. 249) erwähnten dunklen, beinahe schwarzen Flecken, die Casparyschen Punkte, auf (Fig. 318 *e*). Eine solche Endodermis kann freilich keine grosse mechanische Bedeutung haben; sie mag aber doch dazu beitragen, dass die Gewebe des Centralcylinders zusammengehalten werden (in ähnlicher Weise wie das Netz eines Luftballons wirkt), so dass die Bildung von radialen Intercellularräumen gehindert wird und die Gefässe des Centralcylinders von den Intercellularräumen der Rinde vollkommen getrennt bleiben können. Die Wände der Endodermiszellen werden bei vielen Monokotylen und anderen Pflanzen später verdickt oder oft ganz verkorkt und damit mehr oder weniger undurchdringlich für Wasser (Fig. 319 *e*). Bei einigen Wurzeln sind alle Zellen gleich impermeabel, in andern aber sondert sich die Endodermis in zwei Arten von Zellen, von

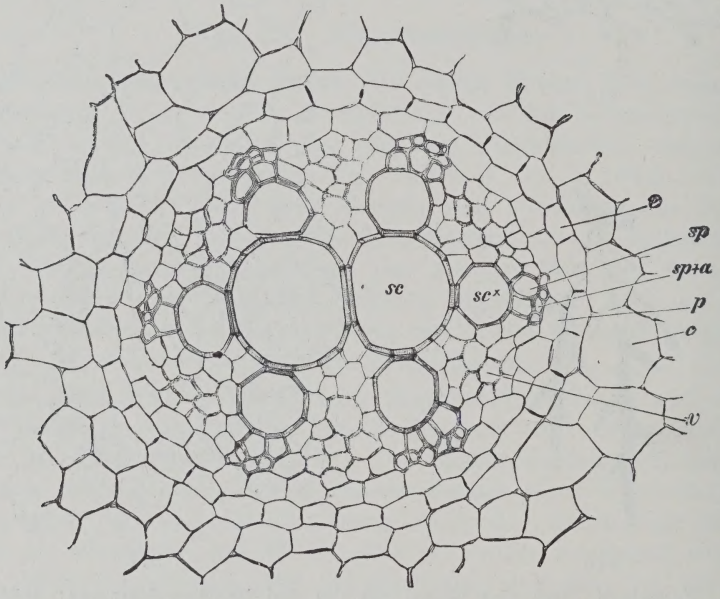


Fig. 318. Aus einem Querschnitt durch eine Zwiebelwurzel *(Allium Cepa)*. *c* Rinde; *e* Endodermis; *p* Pericykel; *v* Siebteil; *sp* + *a* Ring- und Schraubentracheïden (Protohadrom); *sc* und *sc*^{x} Treppengefässe. (Strasburger.)

denen die vor dem Siebteil liegenden undurchlässig sind, während das Wasser leicht durch die vor den Gefässen des Centralcylinders liegenden Zellen oder doch wenigstens durch einzelne von diesen, die sog. Durchlasszellen, wandern kann (Fig. 319 *f*), deren tangentiale Wände sich weder verdicken noch verkorken, ja gelegentlich sogar porös sind. Durch Vermittlung dieser Zellen mag der Stoffaustausch zwischen Rinde und Centralcylinder vor sich gehen.

In einigen Fällen werden die Epidermiswände allseitig gleichmässig verdickt, in anderen nur die Innenwände oder diese letzteren und die Seitenwände (C-Scheiden, Fig. 319), in selteneren Fällen nur die Aussenwände. Verdickung und Verholzung

können auch auf die angrenzenden Rindenzellen übergehen und damit zur Festigung der Endodermis beitragen. Ungewöhnlich stark verdickte Scheiden besitzen vor allem die Wurzeln von Wüsten- und Steppenpflanzen und von Pflanzen, welche in Felsritzen, an Mauern und ähnlichen Standorten wachsen; offenbar sollen sie das Leitungsgewebe gegen Vertrocknen und Schrumpfung schützen.

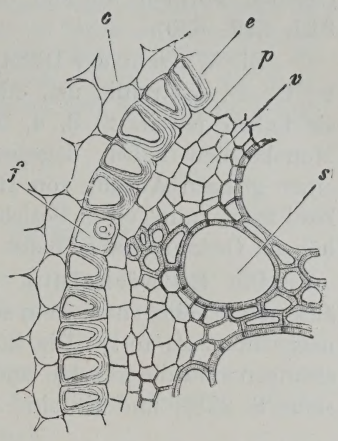


Fig. 319. Aus einem Querschnitt durch die Wurzel von *Iris florentina*. *e* Endodermis; *p* Pericykel; *f* Durchlasszelle; *v* Siebteil; *s* Gefäss; *c* Rinde. $^{240}/_{1}$. (Strasburger.)

Dieser Bau im Verein mit den Resultaten experimenteller Untersuchungen lässt uns annehmen, dass die Funktionen der Endodermis darin bestehen, 1. die Stoffwanderung zu regulieren und 2. den Centralcylinder und vor allem dessen Siebgewebe zu versteifen und zu schützen. Die Endodermis wird unter anderem den Centralcylinder zu schützen haben, wenn aussen die ganze Rinde abstirbt und eintrocknet, wie es bei vielen Gramineen und Cyperaceen geschieht.

Als Exodermis wird die äusserste, unmittelbar unter der Epidermis liegende Zellschicht der Rinde bezeichnet, wenn diese einen der Endodermis entsprechenden Bau annimmt, wie es besonders bei den Monokotylen der Fall ist (Fig. 317 *b*); die radialen Wände können Casparysche Punkte aufweisen und die ganze Exodermis kann genau wie die Endodermis mit Durchlasszellen ausgestattet werden, welche sich in Funktion, Grösse, Gestalt und Inhalt von den übrigen verdickten Zellen unterscheiden. Sobald die Epidermis mit ihren Wurzelhaaren abgeworfen wird, übernimmt die Exodermis deren Rolle.

182. Die Elemente des **Centralcylinders** sind durchwegs langgestreckt, teils langgestrecktes Parenchym, teils eigentliches Leitungsgewebe, gelegentlich auch Bast oder ähnliche mechanische Zellen, welche, wie wir auf S. 235 gesehen haben, in zugfesten Organen in der Mittelachse des Organes angebracht werden.

Der Centralcylinder besitzt ganz aussen eine einzige Schicht (selten mehr) von dünnwandigen, teilungsfähigen Zellen, welche als Pericykel zusammengefasst werden (Fig. 317, 318, 319). Die grosse Bedeutung des Pericykels besteht darin, dass hier typisch alle Wurzelverzweigungen (S. 22 und Fig. 38), Wurzelsprosse und die sekundäre Rinde entstehen. Die Wurzelverzweigungen werden bei den Phanerogamen gerade vor den Holzteilen angelegt und stehen daher in ebenso vielen Längsreihen, als Holzteile vorhanden sind (siehe S. 22). — Die Wurzeläste der Farne und von Equisetum entstehen dagegen in der Endodermis aus einer einzelnen Zelle.

Innerhalb des Pericykels sieht man im Querschnitt die unverzweigten, parallel verlaufenden Leitbündel zu einem Ring geordnet (in Wirklichkeit also in Gestalt eines Rohres, so dass je ein aus Siebröhren und anderen Siebgewebselementen bestehender Siebgewebsstrang mit je einem

aus Holzgefässen und Tracheïden aufgebauten Holzstrang abwechselt. Die Stränge werden durch langgestreckte Parenchymzellen von gleichen Formen wie die des Pericykels voneinander getrennt (Fig. 317, 318, 319, 320).

Die Wurzeln der Dikotylen haben zumeist nur wenig Stränge (sie sind 2-, 3-, 4-, 5-strahlig usf. oder diarch, triarch, tetrarch, pentarch usf., d. h. sie haben jeweils 2, 3, 4, 5 usf. Holzteile und ebensoviele Siebteile). Die Monokotylen haben dagegen meist vielstrahlige (polyarche) Wurzeln mit einer grossen Anzahl von Holz- und Siebgewebssträngen (Fig. 317). Diese Zahl steht zum Teil in Beziehung zur Dicke der Wurzel; Wurzelverzweigungen höherer Ordnung haben meist weniger Strahlen als diejenigen niederer Ordnung.

Die Entwickelung der Stränge geht centripetal, d. h. die äussersten Teile entwickeln sich zuerst und die Entwickelung schreitet darauf nach innen zu fort. Die äussersten Tracheïden oder Gefässe in den Holzsträngen sind die ältesten und kleinsten (mit schraubenförmigen Verdickungen, siehe S. 238), und sie sind um so jünger und weitlumiger und gleichzeitig stärker verdickt, je näher sie der Mitte stehen (Fig. 317, 318, 319). In einigen Fällen treten die Holzstränge in der Mitte zusammen (Fig. 318), in anderen Fällen bleibt in der Mitte ein Mark von langgestreckten Parenchymzellen oder von Festigungsgewebe zurück, so besonders bei dickeren Monokotylenwurzeln (Fig. 317, 320). Die Entwickelung der Siebstränge geht in gleicher Richtung; sie reichen aber nie bis in die Mitte der Wurzeln.

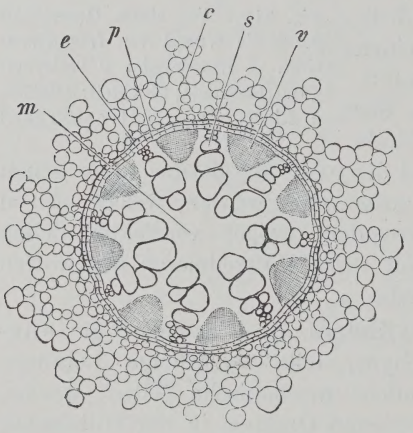


Fig. 320. Querschnitt durch die Wurzel von *Acorus Calamus*. *c* Rinde; *e* Endodermis; *p* Pericykel; *v* Siebteil; *s* Holzteil; *m* Mark. (Strasburger.)

In älteren Wurzeln verholzt oft das ganze Gewebe, welches die Räume zwischen den Strängen ausfüllt; sogar der Pericykel kann verholzen.

Zwischen den Wurzeln der Monokotylen und Gefässkryptogamen auf der einen Seite und der Dikotylen und Gymnospermen auf der anderen besteht folgender durchgreifender Unterschied: die ersteren besitzen weder Cambium noch auch Dickenwachstum, oft aber viele Strahlen und Mark; die Dikotylen und Gymnospermen dagegen wachsen mit Hilfe eines Cambium in die Dicke; die Zahl der Stränge ist oft weniger gross (oft 2—5).

Ausnahmen. Bei Gräsern und Cyperaceen durchbrechen die Gefässe gelegentlich den Pericykel und stossen unmittelbar an die Epidermis an. Bei Musa, Pandaneen und anderen Monokotylen mit besonders dicken Wurzeln sind Siebstränge und Holzgefässe vom normalen peripherischen Ring getrennt im langgestreckten Parenchymgewebe des Cylinders eingestreut. Die Knollen der Ophrydeen (Fig. 117 *c*, S. 75) haben viele isolierte verstreute Stränge, von denen jeder einzelne den Bau eines

Centralcylinders besitzt; daher stammt die Hypothese, dass diese Knollen aus ebensovielen einzelnen Wurzeln hervorgegangen seien. Ein centrales, besonders grosses Gefäss ist für die meisten Gräser charakteristisch. Bei monokotylen Wasserpflanzen wird besonders das Holz reduciert; es bilden sich schizogen Hohlräume an Stelle der Gefässe, und bei Vallisneria bleibt nur ein einziger Ring von Zellen um einen centralen Saftgang übrig. Bei den Equiseten fehlt der Pericykel, dagegen übernimmt die innerste Rindenschicht dessen Rolle, und die nächstinnere Schicht wird zur Endodermis. Dorsiventrale Wurzeln sind sehr selten (Podostomaceen; die Orchidee Taeniophyllum Zollingeri).

Kap. 29. Die Gefässbündel der Sprossachse.

183. Die Gefässbündel der Sprossachse sind nach ganz anderem Schema gebaut als die der Wurzel; sie sind immer zusammengesetzt und bestehen sowohl aus Siebteilen als aus Holzteilen, welche wohl verschiedene gegenseitige Stellung einnehmen können, immer aber enge miteinander verbunden sind. In vielen Fällen tritt zu diesen noch Festigungsgewebe in einer oder anderer Weise.

Der Siebteil (Leptom) besteht in den höchst entwickelten Strängen aus folgenden Elementen: Siebröhren (bei Monokotylen und Dikotylen mit Geleitzellen), Cambiform und Siebparenchym. Unter Cambiform versteht man ein Gewebe von cambiumähnlichen Zellen, also von gestreckten, englumigen, dünnwandigen lebenden Zellen mit prosenchymatischer Zuschärfung; sie sind eben aus Initial- oder Cambiumzellen (siehe S. 199, 200) ohne Querteilung in das Siebgewebe übergegangen. Über ihre eigentliche Funktion wissen wir noch nichts Sicheres. Das Siebparenchym geht durch Querteilung aus den Initial- oder Cambiumzellen hervor und besteht aus dünnwandigen, lebenden Parenchymzellen, welche, wie es scheint, vor allem stickstofffreie Baustoffe (Zucker, Stärke, Fett) führen. Alle Elemente des Siebteils führen Saft und haben dünne Cellulosewände.

Der Holzteil (Hadrom) besteht aus ganz entsprechenden Elementen, nämlich Holzgefässen und Tracheïden, Holzparenchym sowie in gewissen Fällen Ersatzfasern. — Das Holzparenchym besteht aus langgestreckten, oft verholzten Parenchymzellen, welche in Längsreihen angeordnet sind, von denen nur die Endzellen zugespitzt sind, da sie durch Querteilung aus einer Initial- oder Cambiumzelle hervorgehen (Fig. 321 *hp*); sie sind lebende Zellen und dienen besonders der Stoffwanderung und der Speicherung von Kohlehydraten. Ihre Wände führen runde oder elliptische Tüpfel, aber

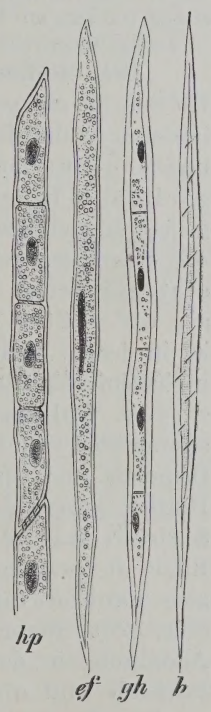


Fig. 321. *hp* Holzparenchym; *ef* Ersatzfaser; *gh* gefächerte Holzfaser; *h* Holzfaser (Libriform). (Strasburger.)

keine Hoftüpfel. Die Ersatzfasern gleichen dem Holzparenchym nach Wandbeschaffenheit und Inhalt, sind aber aus ungeteilten Cambiumzellen hervorgegangen und besitzen daher die Gestalt dieser letzteren (Fig. 321 *ef*).

Dazu kann noch als mechanisches Element die langgestreckte und stark verdickte Holzfaser (Libriformfaser, Fig. 321 *h*) treten, welche mit kleinen spaltförmigen, in linksdrehender Schraube angebrachten Poren ausgestattet ist. In der Holzfaser können später auch Querwände auftreten; wir reden dann von einer gefächerten Holzfaser (Fig. 321 *gh*).

Von den Elementen des Holzteils sind die der Wasserleitung dienenden (Gefässe und Tracheïden) immer verholzt; häufig sind es auch die übrigen Elemente, in anderen Fällen aber bleibt das Holzparenchym unverholzt.

Die Leitungsstränge nennt Schwendener Mestom. Der Holzteil oder das Holz heisst in neuerer Zeit nach G. Haberlandt gewöhnlich Hadrom (ἁδρός grob), der Siebteil Leptom (λεπτός dünn). Diese Bezeichnungen sind nicht synonym mit Nägelis Xylem (von ξύλον Holz) und Phloëm (von φλόον Rinde, Bast), denn Xylem = Hadrom + Holzfasern (Festigungsgewebe), welche oft ganz innig den eigentlichen Leitungselementen eingemengt sind, und Phloëm = Leptom + Bastfasern oder dem Festigungsgewebe, welches sich so oft um das Siebgewebe legt oder diesem beigemengt sein kann.

Auch Nägelis „Fibrovasalstrang", welcher ungefähr dem älteren Begriff Gefässbündel oder Gefässstrang entspricht, ist nicht synonym mit Schwendeners Mestomstrang, sondern mit Mestom + Festigungsgewebe; er besteht also aus: Xylem = Hadrom + Festigungsgewebe und aus Phloëm = Leptom + Festigungsgewebe.

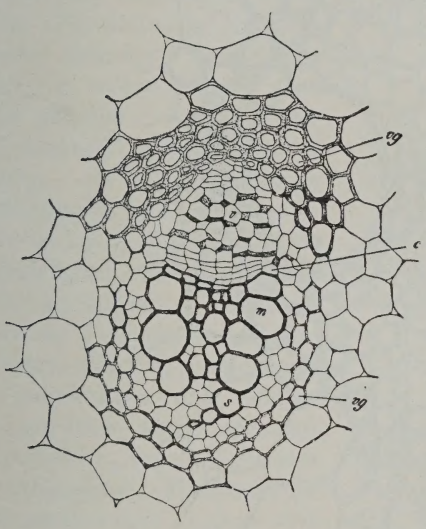
184. Gefässbündeltypen. Nach der Art und Weise, wie Sieb- und Holzteil zu zusammengesetzten Gefässbündeln vereint sind, lassen sich diese letzteren in drei Haupttypen scheiden, nämlich collaterale, bicollaterale und concentrische Gefässbündel. Für sie alle gilt, dass die zuerst gebildeten Holzelemente (Protohadrom) englumige Ring- und Schraubengefässe oder ebensolche Tracheïden sind, während später weitlumigere Elemente mit complicierteren Verdickungen gebildet werden; ferner, dass ebenso die erstgebildeten Siebgewebselemente (Protoleptom) englumiger sind als die später gebildeten. Der Ort für Protohadrom und Protoleptom ist in jedem Strang bestimmt und die Entwickelung schreitet von da aus in bestimmter Richtung fort (Fig. 323).

A. Collaterale Bündel sind in den Sprossachsen und Blättern der allermeisten Phanerogamen, übrigens auch bei Equisetaceen, Ophioglossaceen, Osmunda und den feineren Nerven der Farne weit verbreitet. Siebteil und Holzteil liegen hier im Bündel seitlich nebeneinander, und zwar liegt der Siebteil im Bündel der Sprossachse nach aussen, d. h. nach der Rinde zu (während das Holz nach innen zu liegt), in den Blattnerven aber nach unten (nach der Rückenseite zu); das Holz liegt dann oben (Fig. 323). Diese Orientierung im Blatte geht als natürliche Folge aus der Anordnung in den Bündeln des Sprosses hervor, da diese letzteren sich einfach und ohne Drehung um ihre Längsachse in einem Bogen nach aussen biegen, wenn sie als Nerven in die Blätter übertreten; einen physiologischen Grund für diese ganze Ordnung kennen wir nicht.

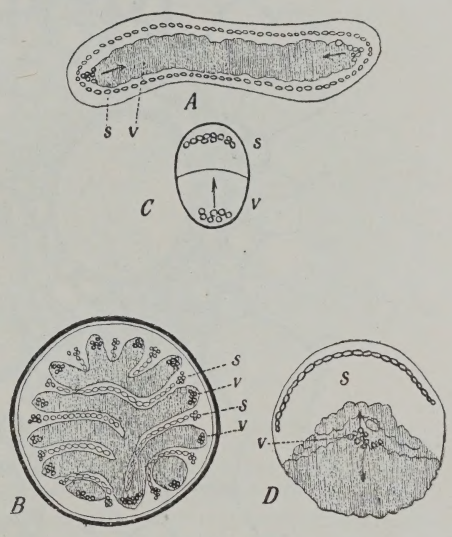
Im Querschnitt sind die collateralen Bündel meist elliptisch oder eiförmig; die Längsachse steht in den Sprossen radial, in den Blattflächen senkrecht, Protohadrom und Protoleptom in den beiden Enden der

Längsachse (Fig. 323 *C*). Die Differenzierung von Holz und Siebgewebe in den Initialbündeln geht nämlich von den beiden diametral entgegengesetzten Seiten des Bündels aus, also ganz aussen im entstehenden Siebteil und ganz aussen im jungen Holzteil, von wo die weitere Entwickelung centripetal gegen die Mitte eines jeden Stranges zu fortschreitet.

Ein collaterales Gefässbündel kann übrigens im Querschnitt auch ein etwas anderes Bild zeigen; bei grösseren Gräsern und Cyperaceen zum Beispiel liegen die Gefässe oft mit dem spitzen Ende (Protohadrom) nach innen gegen das Mark zu in V-form, und ganz am Ende der Arme dieses V stehen zwei grosse Tüpfelgefässe (Fig. 324). Oft treten die Gefässe so



322



323

Fig. 322. Querschnitt durch ein collaterales Bündel *(Ranunculus repens)*. *s* Schraubentracheïden (Protohadrom); *m* Ringgefässe; *c* Cambium; *v* Siebröhren (die dunkler gehaltenen Stellen sind Geleitzellen); *vg* Bast (besonders mächtig in der Umgebung des Siebteils) ($^{120}/_{1}$). (Strasburger.) — Fig. 323. Schematische Querschnitte durch hadrocentrische Bündel *(A Selaginella, B Lycopodium annotinum)*, durch ein normal collaterales Bündel *(C)* und durch ein anormal collaterales Bündel *(D Cycas)*. *S* Siebteil; *V* Holzteil; Protoleptom und Protohadrom sind durch kleine Ringe bezeichnet. Die Pfeile geben die Richtung der Entwickelung an. (Russow.)

weit vor und umklammern den Siebteil so eng, dass dieser fast ganz von ihnen umschlossen wird. Bei den Dikotylen und den Nadelhölzern liegen die Gefässe oft durch Parenchym getrennt in radialen Reihen (Fig. 322). Ausserdem tritt hier oft zwischen Holz- und Siebteil ein (fasciculäres) Cambium (sog. offenes Gefässbündel) auf (*c* in Fig. 322), der Träger des Dickenwachstums im Gefässbündel (siehe S. 199), welcher secundäres Siebgewebe und Holz erzeugt (hierüber weiteres im Kap. 32).

Ungewöhnlicher Bau. In manchen monokotylen Gefässbündeln wird der Siebteil dadurch in zwei bis mehrere seitlich nebeneinander liegende Stränge gespalten, dass sich Bast zwischen sie eindrängt (Palmen u. a.), oder auch er spaltet sich in zwei bis

drei hintereinander liegende Stränge (Dioscoreaceen). Vielleicht wird das Siebgewebe durch eine solche Einlagerung zwischen dickwandiges und verholztes Festigungsgewebe besser geschützt. In den Bündeln der Cycadeen liegt das Protohadrom mitten im Bündel und die Entwickelung im Hadrom geht in der Hauptsache centrifugal, später auch centripetal (Fig. 323 *D*).

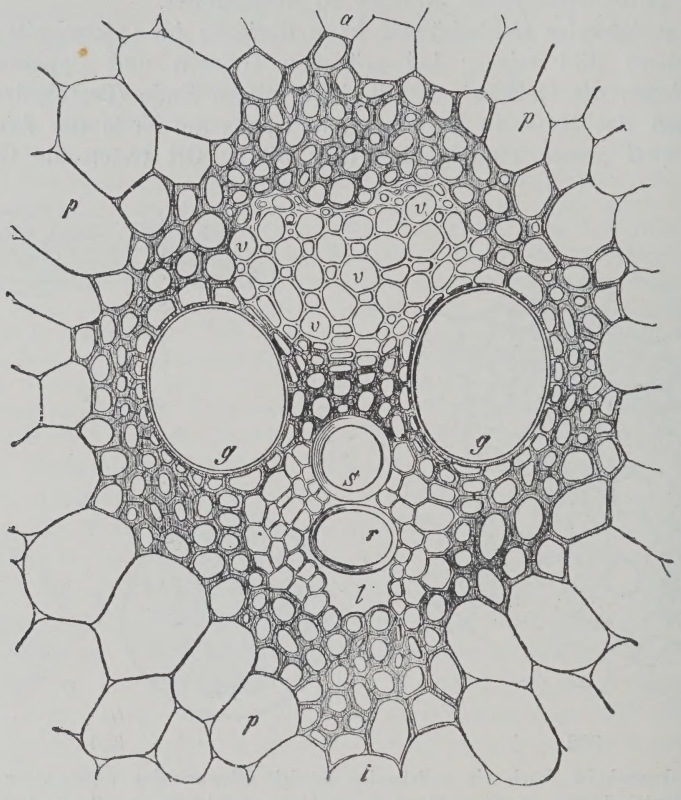


Fig. 324. Querschnitt durch ein Gefässbündel im Maisstengel. *a* Rindenseite; *i* Innenseite; *p—p* umgebendes Parenchym. Im Holzteil Ringgefässe *(r)*, Schraubengefässe *(s)*, zwei grössere Tüpfelgefässe *(g—g)* und zwischen diesen Netz- und Hoftüpfelgefässe sowie andere zum Holze gehörende Elemente; *v—v* Siebröhren mit den engen Geleitzellen. Das ganze Gefässbündel ist von Festigungsgewebe umgeben; *l* Intercellularraum ($^{550}/_{1}$). (Sachs.)

B. Bicollaterale Gefässbündel finden sich bei gewissen Familien der Dikotylen, z. B. bei den Cucurbitaceen; sie unterscheiden sich nur darin von den collateralen Bündeln, dass sowohl an der Aussen- als auch an der Innenseite des Holzes ein Siebteil auftritt (s^1 und s^2 in Fig. 286, S. 227). Wenn ein Cambium gebildet wird, so liegt es fast immer zwischen dem Holz und dem äusseren Siebteil (Fig. 286 *c*), seltener auch zwischen dem Holz und dem inneren Siebteil.

C. Concentrische Gefässbündel. Das eine Leitungsgewebe umschliesst hier röhrenförmig das andere. Auch hier unterscheiden wir zwei Haupttypen: leptocentrische und hadrocentrische Bündel.

a. *Leptocentrische Bündel:* Das Siebgewebe liegt in der Mitte und wird vom Holz eingeschlossen; so in den Rhizomen der allermeisten Monokotylen (Acorus Calamus, Fig. 247, S. 202, Prionium u. a.), doch gehen diese Bündel in den oberirdischen Sprossen und Blättern gleichmäßig in den collateralen Bau über, indem sich der Holzteil an der einen Seite öffnet und sich zurückzieht.

b. *Hadrocentrische Bündel:* Hier liegt das Holz in der Mitte rings von Siebgewebe umgeben, welches indessen hier und dort von Parenchym unterbrochen wird, das mit dem Holz in Verbindung steht (Fig. 325). Diese Form des Gefässbündels hat eine viel grössere Verbreitung als die leptocentrische und ist offenbar viel älter. Der Querschnitt solcher Bündel zeigt oft unregelmässige Wellungen in Form eines W, U oder E (Fig. 295, S. 233). Das Holz besteht aus einer meist fest geschlossenen Masse von weiten Tracheïden und Gefässen mit treppenförmigen Verdickungen und einigen engen Ring- oder Schraubentracheïden, welche die zuerst entstandenen Holzelemente darstellen und in einer oder zwei bis mehreren Gruppen liegen können, von denen die weitere Ausbildung in verschiedenen zum Teil divergierenden Richtungen fortschreitet (Fig. 323 *A*, *B*). An das Holz schliesst sich ein protoplasmareiches, Stärke führendes Holzparenchym (Fig. 325 *lp*), und zuweilen sind ähnliche Parenchymzellen zwischen die Tracheïden eingestreut.

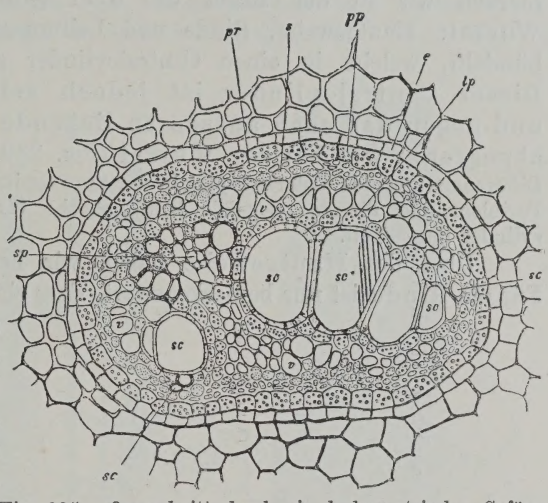


Fig. 325. Querschnitt durch ein hadrocentrisches Gefässbündel aus dem Blattstiel des Adlerfarns *(Pteris aquilina)*. *sc* Treppengefäss; *sc** Treppengefäss mit einem Stück einer leiterförmig durchbrochenen Querwand; *sp* Protohadrom (Schraubentracheïden); *lp* Holzparenchym; *v* Siebröhren; *s* Siebparenchym; *pr* Protoleptom; *pp* Stärkescheide; *e* Endodermis ($^{240}/_{1}$). (Strasburger.)

Der Siebteil besteht aus Siebröhren ohne Geleitzellen (Fig. 325 *v*), aus Cambiform und Parenchym (*s*). Das Ganze wird endlich mit einer Scheide umgeben, welche sich in zwei Schichten, einen stärkeführenden Pericykel (*pp*) und eine Endodermis (*e*) trennt.

Das hadrocentrische Bündel muss wohl als das phylogenetisch älteste betrachtet werden, da es sich bei den Gefässkryptogamen (mit Ausnahme der Equiseten, welche collaterale Bündel besitzen) findet und auch in rudimentärer Form bei den anatomisch höchst entwickelten Moosen (den Polytrichaceen) angedeutet ist. Vielleicht muss auch der Centralcylinder der Wurzel als ein einziges Leitbündel aufgefasst werden, welches dann wohl zum leptocentrischen Typus mit gespaltenem Siebteil gerechnet werden

müsste (vergl. Fig. 320 und 323 *B*). In den Farnblättern findet ein Übergang vom leptocentrischen zum collateralen Bündel statt; es gehören nämlich die dickeren Nerven dem ersten Typus an, gehen aber gleichmässig in die zum letzteren Typus gehörigen dünneren Nerven über.

Kap. 30. Anatomie der Sprossachse.

185. Auf einem **Querschnitt durch die junge Sprossachse** bemerken wir in der Regel die drei gleichen Gewebe wie in der Wurzel: Hautgewebe, Rinde und Leitungsgewebe in Gestalt von Gefässbündeln, welche in einen Centralcylinder geordnet sind (vergl. S. 198). Dieser Centralcylinder ist jedoch selten so scharf ausgeprägt und gegen das nach aussen zu liegende Grundgewebe, die Rinde, abgegrenzt wie bei der Wurzel (Fig. 239, S. 199). In Kap. 23 wurde die Differenzierung des Urparenchyms in der Sprossspitze in die drei Gewebe: Dermatogen, Periblem und Plerom oder die Muttergewebe für Epidermis, Rinde und Centralcylinder dargestellt.

Über das Hautgewebe haben wir bereits in Kap. 25 gesprochen. Für die Rinde ist nur bemerkenswert, dass sie hauptsächlich aus Parenchymzellen sich aufbaut, dass aber auch Festigungsgewebe, namentlich Collenchym, in ihr zur Ausbildung gelangt. Endodermis und Exodermis mit welligen Zellwänden und Caspary'schen Punkten sind zuweilen vorhanden, häufiger aber eine stärkeführende Scheide (Fig. 326 *end*; 335). Der Centralcylinder entsteht aus jugendlichem Grundgewebe, in welchem sich frühzeitig Initialbündel differenzieren, deren erste Gefässe und Siebröhren bald angelegt werden (Fig. 239). Das Grundgewebe füllt die Räume zwischen den Leitbündeln aus. Seine äusserste Schicht innerhalb der Endodermis ist wie in der Wurzel der aus dünnwandigen Zellen gebildete Pericykel; dieser ist meist mehrschichtig, so dass er einen dicken Ring zwischen Rinde und Gefässbündeln bildet (Fig. 326 *pr*). Er kann oft ganz oder zum Teil als Bast ausgebildet werden oder aus Steinzellen bestehen (siehe Fig. 289 und 290, S. 229; Fig. 335).

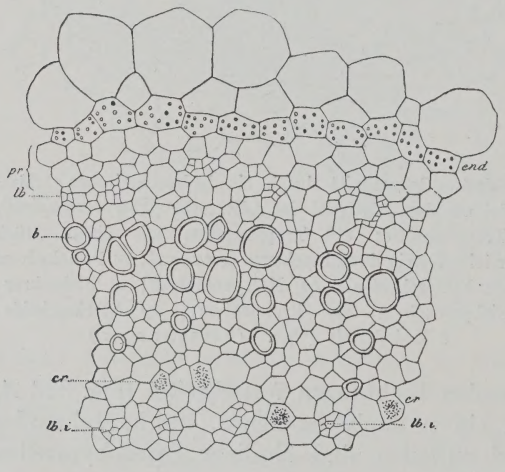
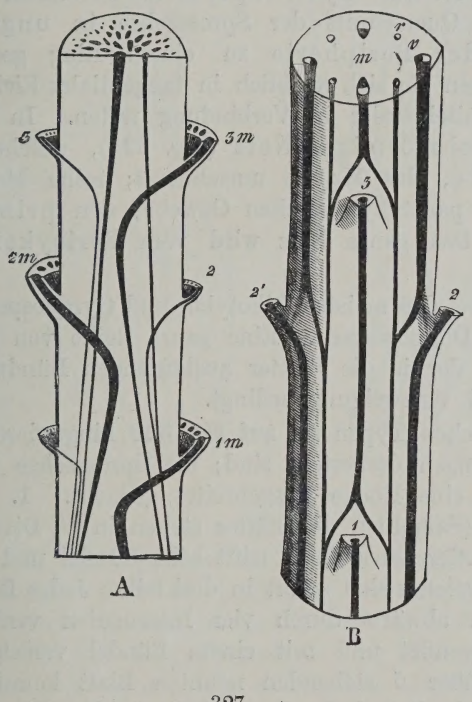


Fig. 326. Teil eines Querschnittes durch den Blattstiel von *Datura Metel.* *end* Endodermis (stärkeführend); *pr* Pericykel aus Parenchymzellen; *lb* Stränge von Siebgewebe; *b* Gefässe; *lb.i* innere Siebgewebsstränge; *cr* kristallführende Zellen. (L. Morot.)

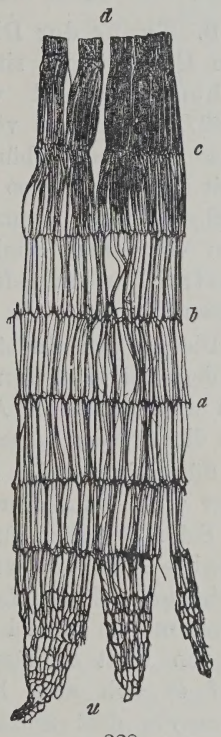
186. Die Anordnung der Gefässbündel. Die Gefässbündel verzweigen sich in den Sprossachsen auf verschiedenerlei Weise. Die

meisten sind Blattspurstränge, d. h. sie sind für Blätter und Sprossachsen gemeinsam; die in den Sprossachsen verlaufenden Bündel biegen aus dem Centralcylinder heraus, und nach einem Verlauf quer durch die Rinde treten sie als Nerven in die Blätter über, 1, 3, 5 bis viele auf jedes Blatt. Nach der Anordnung der Leitbündel in der Sprossachse lassen sich mehrere Typen, im besonderen die folgenden, aufstellen:

A. Typus der Monokotylen. Bei den meisten Monokotylen zeigt der Querschnitt durch die Sprossachse eine grosse Anzahl scheinbar ungeordneter, im Parenchym des Centralcylinders zerstreuter collateraler Bündel (Fig. 294); sie alle sind Blattspuren, da sie alle in



327



328

Fig. 327. *A* Ein Palmenstamm im Längsschnitt (schematisch). Da die Blätter den Stamm ganz umfassen, so erscheint das gleiche Blatt im Schnitt auf beiden Seiten *(1—1, 2—2, 3—3)*; *m* die Medianebene des Blattes. *B* Dikotyle Sprossachse *(Cerastium)*. Die Blätter sind gegenständig. Der Querschnitt zeigt 8 Bündel in einem Kreise, 4 stärkere (der Holzteil ist schwarz wiedergegeben) und 4 schwächere. Jedem Blatt kommt nur ein Bündel zu, welches sich weiter unten im Stamme unmittelbar über dem senkrecht darunter stehenden Blatte in zwei Bündel spaltet (z. B. das Bündel von Blatt *3* über Blatt *1)*; diese beiden Bündel vereinigen sich mit den schwächeren Bündeln. Siehe auch Fig. 329 *D* (*r* Rinde; *v* Markstrahlen). (Prantl.) — Fig. 328. Aus dem unteren Teile der Sprossachse von *Oenanthe Phellandrium;* das Gefässbündelsystem ist der Länge nach gespalten und ausgebreitet (etwas verkleinert). Bei *d* treten zwischen den Gefässbündeln verholzte Zellen in bedeutender Zahl auf; *a*, *b*, *c* Anheftungslinien der Blätter. (Sachs.)

die Blätter auslaufen, manchmal zu mehreren Hunderten auf jedes der vielnervigen breiten Blätter. Verfolgt man sie von den Blättern in die Sprossachse zurück, so sieht man sie erst schräg nach unten und nach innen gegen die Mitte des Stammes zu verlaufen, von wo sie sich in einem Bogen nach aussen und abwärts wenden, mehrere Internodien durchlaufen und immer näher zusammentreten, bis sie der Peripherie mehr und mehr parallel gehen und zuletzt mit anderen Bündeln verschmelzen (Fig. 327 *A*). Der Raum zwischen den Bündeln wird mit parenchymatischem Grundgewebe ausgefüllt; ein eigentlich scharf begrenztes Mark lässt sich oft nicht nachweisen. Dass die meisten Gräser fast parallel gradlinig verlaufende Bündel besitzen, wird durch die langen hohlen Internodien bedingt.

B. Typus der Dikotylen und Gymnospermen. Die meist collateralen Gefässbündel sind im Querschnitt der Sprossachse in ungefähr gleichem Abstand von der Peripherie zu einem Ring geordnet (Fig. 327 *B*); dagegen verzweigen sie sich reichlich in tangentialer Richtung, so dass die Nachbarbündel miteinander in Verbindung treten. In Wirklichkeit bilden sie also ein rohrförmiges Netz (Fig. 328), welches ein parenchymatisches Grundgewebe, das Mark, umschliesst; seine Maschen werden von einem ähnlichen parenchymatischen Gewebe, den primären Markstrahlen, ausgefüllt. Das ganze Netz wird vom Pericykel umschlossen.

Dieser Typus findet sich bei den meisten Dikotylen und Gymnospermen, ausserdem bei Equiseten und Dioscoreaceen. Eine ganze Reihe von Variationen wird durch die Anzahl der in die Blätter auslaufenden Bündel und durch die Art der tangentialen Verzweigung bedingt.

Für Beispiele der zahlreichen Typen sei auf Fig. 329 hingewiesen, in welcher sechs Bündelverzweigungen dargestellt sind; die Sprossachse ist an einer Seite gespalten und in eine Ebene ausgebreitet gedacht. 1. Einsträngige Blattspuren. *A* (Samolus); die Blätter stehen in $^1/_4$ Divergenz in rechtsdrehender Spirale. Jeder Querschnitt trifft acht Bündel und jedes Blatt nimmt ein Bündel auf, welches sich sofort in drei teilt. Jedes Bündel, z. B. von Blatt 5, lässt sich abwärts durch vier Internodien verfolgen, worauf es sich nach links wendet und mit einem Bündel verschmilzt, welches von dem senkrecht über 5 stehenden neunten Blatt kommt. — *B* (Iberis); die Blätter stehen in linksdrehender Spirale in $^5/_{13}$ Divergenz; jeder Querschnitt trifft 13 Bündel. Eine Blattspur geht von dem Grunde des Blattes durch acht Internodien, bevor sie mit einem anderen Bündel vereint wird. Hier besteht also keine direkte Verbindung zwischen einem Blatte und dem senkrecht über ihm stehenden. — *C* (von einigen Primulaceen); die Blätter stehen nach $^3/_8$ Divergenz in rechtsdrehender Spirale. Die Blattspuren bilden rhombische Maschen, deren kurze Seiten drei Internodien und deren lange Seiten fünf Internodien durchlaufen. — *D* (Cerastium-Typus, siehe S. 261). — 2. Mehrsträngige Blattspuren. *E* (viele Umbelliferen). Jedes Blatt nimmt viele, in der Figur sieben, Bündel auf. Jeder Querschnitt trifft zwölf Bündel, von denen sechs das nächst obere Blatt versorgen, und

zwar das eine als Medianstrang (m), während das der entgegengesetzten Seite sich in drei Äste teilt, von denen zwei (*—*) Randnerven in der Blattscheide abgeben. — F (Anagallis arvensis); jeder Querschnitt trifft vier Bündel, welche an jedem Knoten zwei Bogen bilden, von denen die beiden entgegengesetzten Blätter mit Nerven versehen werden. A, C und F zeigen, dass in der gleichen Familie verschiedene Typen vorkommen können.

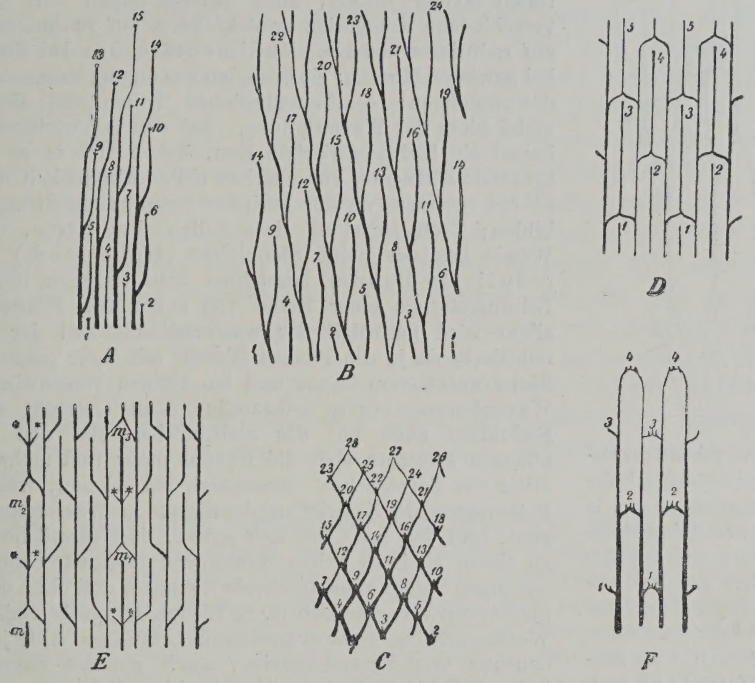


Fig. 329. Siehe Text. (Nägeli.)

C. Der Typus der Farne gleicht den vorigen im hohen Masse Auch hier sind die Leitbündel zu einem rohrförmigen Netz verbunden welches ein parenchymatisches Mark umschliesst, das durch die Netzmaschen hindurch mit dem Parenchym der Blattstiele in Verbindung steht; von diesem Netz gehen viele dünne Äste als Nerven für die Blätter aus. Dabei sind aber die Gefässbündel hadrocentrisch, haben jeweils ihre eigenen Scheiden und zeigen oft jenen W- oder S-förmigen Querschnitt, von dem wir auf S. 233 gesprochen haben (Fig. 295).

D. Abweichungen von diesen Typen kommen auf verschiedene Weise zustande. Bei manchen Pflanzen treffen wir stammeigene Bündel, d. s. Bündel, welche nicht in die Blätter ausbiegen. Andere haben rindenständige Bündel, bei denen die Blattspuren nach ihrem Austritt aus dem Centralcylinder nicht auf dem kürzesten Wege quer durch die Rinde, sondern mehr oder weniger in Längsrichtung durch die Rinde hinauf nach oben verlaufen (Casuarina, Lathyrus, Begonia u. a.). Bei Salicornia gehen Bündel von den Blattspuren in der Rinde nach abwärts. — Markständige Bündel kommen entweder durch ungewöhnliches sekundäres Wachstum, z. B. bei Beta (Fig. 287, S. 227), Amarantaceen, Piperaceen, oder dadurch zustande, dass im Mark stammeigene, von den Blattspuren unabhängige

Bündel angelegt werden. — Bei einer Anzahl von Familien treten im Mark innerhalb des normalen Gefässbündelkreises entweder isolierte Siebstränge (Solanaceen, Fig. 326, Convolvulaceen, Gentianaceen, Myrtaceen u. a.) oder ebensolche Stränge in Verbindung mit Bast oder sogar vollständige zusammengesetzte Leitbündel auf (Umbelliferen, Araliaceen, Melastomaceen usw.).

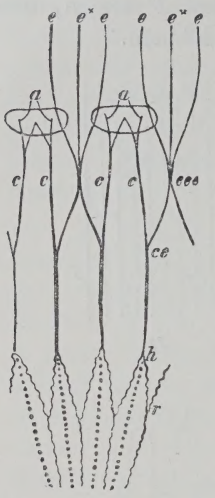


Fig. 330. Schema der Gefässbündelverästelung in der jungen Sprossachse und in der Keimwurzel einer Ahornkeimpflanze. *e*—*e* epikotyle Blattspuren mit der medianen Blattspur *e**; *c* die Gefässbündel der Keimblätter (Kotyledonen); *a* die Bündel der Kotyledonenachselknospen; bei *eee* im hypokotylen Gliede verschmelzen die epikotylen Bündel, um sich gleich wieder gabelig zu teilen. Bei *ce* vereinigen sich die epikotylen Bündel mit den Bündeln der Kotyledonen und bilden die hypokotylen Bündel. Bei *h* endlich spalten sich diese in Holzstränge (Wellenlinien) und in Siebstränge (punktierte Linien), welche auf diese Weise voneinander getrennt werden, worauf die Holzstränge sich paarweise in den Zwischenräumen zwischen den Siebsträngen miteinander vereinigen. (Strasburger.)

Centrales Leitungsgewebe. Bei einigen Pflanzen sammelt sich alles Leitungsgewebe in einen einzigen centralen (axilen) Strang; diese Stränge lassen sich auf zwei verschiedene Kategorien zurückführen, auf rudimentäre und auf reduzierte Stränge. Rudimentäre Bündel finden wir bei gewissen Moosen; sie bestehen aus engen, langgestreckten, dünnwandigen, cambiumähnlichen Zellen und dienen zumeist bloss der Wasserleitung. Bei den Polytrichaceen aber haben sie hadrocentrischen Bau, indem sich lange eiweissführende Elemente, von welchen einige Ähnlichkeit mit Siebröhren besitzen, an der Peripherie des axilen Stranges ausbilden; doch behalten diese Zellen ihre Kerne, und die Wände besitzen keine Siebplatten (Haberlandt). — Als reduzierte Bündel bezeichnet man dagegen die axilen Leitungsstränge einer Reihe von submersen Pflanzen; vor allem wird natürlich der wasserleitende Teil der Bündel reduziert, da ja die Pflanze Wasser mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehmen kann, und bei einigen verschwinden die Wasserleitungsröhren vollständig; doch erstreckt sich die Reduktion auch auf das Siebgewebe. Bei den Wasserpflanzen sammeln sich die Bündel mehr und mehr in der Mitte der Sprossachse, namentlich bei solchen, welche wie Potamogeton der Zugwirkung des fliessenden Wassers ausgesetzt sind, und das kann so weit gehen, dass sämtliche Bündel zu einem einzigen axilen Strang von langgestreckten dünnwandigen Zellen ohne tracheale Elemente und ohne deutliche Siebröhren verschmelzen (z. B. Elodea, Hippuris, Najas). Bei Wolffia arrhiza, einer wurzellosen Lemnacee, fehlt jede Andeutung von Gefässbündeln. Auch gewisse Saprophyten haben reduzierte Stränge (Coralliorhiza, Epipogon).

Bedeutung der Verzweigung. Ebenso wie das Strassensystem eines Landes ein Netz darstellt, bilden die Blutgefässe im tierischen Körper und die Gefässbündel in der Pflanze ein zusammenhängendes Netzwerk. Die Gefässbündel sollen ja Baustoffe von der Wurzel durch die Sprossachsen in die Blätter transportieren und andere Baustoffe von den Blättern zurückleiten; alle Teile müssen also in gegenseitiger Verbindung stehen. Der grosse Wert netzförmiger Verzweigung liegt besonders darin, dass das Gefässbündelsystem eines Organs ohne Schaden zum Teil zu Grunde gehen kann, ohne dass deshalb die Stoffleitung von und zu dem Organ aufhört; man kann beispielsweise ein gut Teil der Nerven eines Blattes durchschneiden, ohne dass damit auch die ausserhalb liegenden Teile der Spreite ausser Verbindung mit den übrigen

gesetzt werden. Es übernehmen eben in solchen Fällen andere Nerven die Stoffleitung.

187. Übergang zwischen Hauptwurzel und Sprossachse. Nach dem Vorausgehenden besteht also ein grosser Unterschied in der Anordnung des Leitungsgewebes zwischen Wurzel und Stamm. Da beide notwendigerweise miteinander in Verbindung stehen müssen, so wird auch beim Übergang vom Stamm zur Hauptwurzel eine Umlagerung stattfinden; diese Umlagerung besteht in einer radialen Spaltung des Holzteils eines jeden Stammbündels in zwei Teile, welche darauf eine vollständige Schwenkung ausführen, während die Siebteile ihre Lage nicht verändern. Der Übergang von den collateralen oder bicollateralen Bündeln des Stammes zu dem radial geordneten Strang der Wurzel geht im hypokotylen Glied und dem obersten Teil der Hauptwurzel in folgender Weise vor sich: Zuerst werden die Holzteile der Stammbündel radial in zwei gespalten; die beiden Holzteile jedes Bündels entfernen sich darauf voneinander durch eine Schwenkung nach aussen, so dass die ursprünglich innersten (ältesten) und engsten Gefässe nach aussen zu liegen kommen. Je zwei Holzteile, welche ursprünglich zu getrennten Bündeln gehörten, rücken zueinander hin und verschmelzen endlich vollkommen; daraus entstehen dann mit Siebteilen abwechselnde Holzteile, deren Gefässe gerade umgekehrt angeordnet sind als in den Holzteilen der Sprossachse (Fig. 330).

188. Monosteler, schizosteler und polysteler Bau. Die im Vorausgehenden behandelte Sprossachse hatte einen einzigen Centralcylinder mit Pericykel und Endodermis; van Tieghem, welcher den Centralcylinder stèle (στήλη, Säule) nennt, leitet daraus den Ausdruck monostel ab. Bei manchen Pflanzen erhält jedes einzelne Bündel seinen besonderen Pericykel und eine eigene Endodermis (Nymphaeaceen, einige Ranunculusarten, Limnocharis, Ophioglossum, Equisetum): schizostele Pflanzen. Bei anderen teilt sich das monostele Bündel höher oben in der Sprossachse in mehrere vollkommen ausgerüstete Centralcylinder: polystele Pflanzen (Auricula, Gunnera und namentlich die meisten Farne und Selaginellen. Fig. 323 *A*).

Kap. 31. Anatomie des Blattes.

189. Jedes Blatt der Phanerogamen und Gefässkryptogamen enthält ebenso wie Sprossachse und Wurzel 1. ein Hautgewebe, 2. Leitbündel (Nerven) und 3. ein parenchymatisches Grundgewebe, das Blattfleisch (Mesophyll), in welchem übrigens oft auch Festigungsgewebe zur Ausbildung kommt. Wie wir schon wissen, sind die Nerven Fortsetzungen der Gefässbündel der Sprossachse. Fig. 331 zeigt, dass die Nerven in einer Ebene mitten im Blattfleisch liegen; ferner zeigt die Figur die Stellung des Festigungsgewebes zur Mittelrippe sowie zu den Nerven. Diese letzteren erscheinen auf dem Querschnitt durch den Blattstiel meist in Form eines Halbmondes angeordnet, dessen concave Seite sich nach oben wendet; diese Anordnung wird an den Blattnarben der Holzpflanzen deutlich (Fig. 61 *a*,

S. 37; Fig. 101, S. 65), und Verschiedenheiten im Aussehen dieser Blattnarben sind brauchbare Mittel zur Bestimmung der Arten im Winter. Manche starke stielrunde Blattstiele besitzen den Bau der Sprossachse, d. h. die Blattnerven liegen wie bei dikotylen Sprossachsen in einem Kreise oder auch, z. B. bei vielen Umbelliferen, sogar in grosser Zahl verstreut nach dem Typus der Monokotylen. In der Blattfläche aber breiten sich die Nerven gewöhnlich in einer Ebene aus und verzweigen sich in verschiedener Weise (siehe S. 41 ff.). In fast allen Blättern werden zwischen den Nerven netzförmige Verbindungen hergestellt; auf die Vorteile dieser Einrichtung haben wir auf S. 264 hingewiesen.

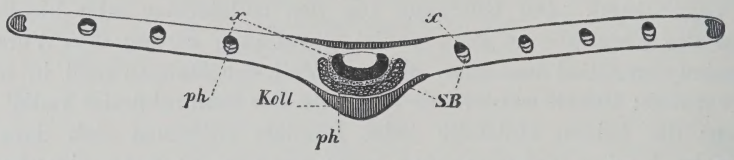
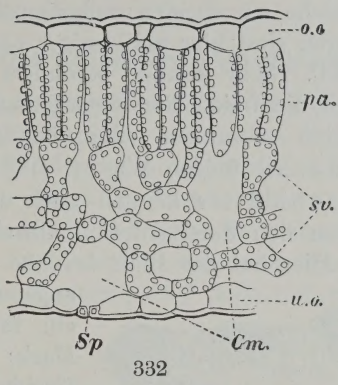


Fig. 331. Querschnitt durch ein gewöhnliches dorsiventrales Laubblatt *(Ilex Aquifolium)*. (E. Warming.)

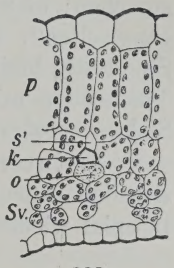
Die Blätter der mesophilen Pflanzen sind durchgehends dorsiventral (S. 39); bei einer Anzahl von Bewohnern trockener Standorte jedoch sind die Laubblätter isolateral, d. h. beide Seiten sind gleichmässig ausgebildet. Im Bau der Haut und des Blattfleisches zeigen sich ausserordentliche Verschiedenheiten. Bei schnell vergänglichen Blättern, z. B. bei Kronblättern, ist die Epidermis dünn und das Blattfleisch unbedeutend, sowie wenig differenziert; Speicherblätter besitzen einen ganz andern Bau (siehe unter Physiologie der Speicherorgane). Knospenschuppen wiederum sind ganz abweichend gebaut; die Laubblätter vieler Bewohner trockener Standorte besitzen Wassergewebe von verschiedener Abstammung (siehe S. 209). Die Behaarung wechselt vielfach (siehe Kap. 25). Hier soll nur auf die gewöhnlichsten Haupttypen hingewiesen, dabei aber von den unzähligen Varianten abgesehen werden.

190. Anatomie des Laubblattes. Das dorsiventrale Laubblatt. Die Epidermis der Oberseite unterscheidet sich mehr oder weniger von der der Unterseite (Fig. 332, 333), sehr oft schon dadurch, dass sie keine oder doch weniger Spaltöffnungen führt (S. 217) und dass sie glatter sowie in höherem Masse cutinisiert ist als die letztere. Das Blattfleisch baut sich aus dünnwandigen chlorophyllhaltigen Parenchymzellen auf und besteht an der Oberseite des Blattes aus Palisadenparenchym, langgestreckten prismatischen oder annäherungsweise cylindrischen, dichtgestellten Zellen, deren Längsachse senkrecht zur Blattfläche orientiert ist; diesem Palisadenparenchym steht an der Unterseite des Blattes ein Schwammparenchym aus abgerundeten oder verzweigten, daher lockerer liegenden Parenchymzellen gegenüber, deren grösster Durchmesser, wenn er sich überhaupt feststellen lässt, parallel der Blattfläche liegt (Fig. 332, 333, 248). Zwischen den Zellen des Schwammparenchyms finden sich immer grössere luftführende

Intercellularräume als zwischen den Zellen des Palisadenparenchyms, und die Schwammparenchymzellen sind weniger reichlich mit Chlorophyllkörnern ausgestattet als die Palisadenzellen. Aus beiden Beobachtungen erklärt sich die Tatsache, daß die Laubblätter an der Unterseite weniger lebhaft grün gefärbt sind als an der Oberseite. Das Palisadenparenchym ist der Ort der intensivsten Kohlensäureassimilation. Das Schwammparenchym ist vorzugsweise Transpirationsgewebe. Das erstere wendet sich, im Zusammenhang mit den im Kap. 8 besprochenen Stellungsverhältnissen der Laubblätter, zum Lichte, das andere wendet sich vom Lichte ab. Dass die Ausdehnung der luftführenden Intercellularräume im Verhältnis zur Grösse der Verdunstung steht, haben wir auf S. 203 ausgeführt.



332



333

Fig. 332. Querschnitt durch ein Buchenblatt. *o.o* Epidermis der Oberseite; *u.o.* Epidermis der Unterseite; *Sp* Spaltöffnung; *pa.* Palisadenparenchym; *sv.* Schwammparenchym; *Cm.* Intercellularraum. (Strasburger.) — Fig. 333. Querschnitt durch ein Blatt von *Cucurbita Pepo.* Unter dem Palisadenparenchym *(p)* und im Schwammparenchym *(Sv)* liegt eine Nervenendigung, bestehend aus einem Gefäss *(k)*, einem oberen Siebteil *(s')* und einem unteren durch die Übergangszelle *o* repräsentierten Siebteil. (A. Fischer.)

Die obersten Palisadenzellen sind oft gruppenweise, zu zweien oder zu mehreren auf andere, weiter innen liegende Palisadenzellen oder auf Schwammparenchymzellen gestellt, welche Haberlandt als Sammelzellen bezeichnet (Fig. 332); diese letzteren können ihrerseits wieder in ähnlicher Weise auf andere Sammelzellen gestellt sein, so dass eine deltaähnliche Figur zustande kommt. — Diese deltoïde Anordnung fasst Haberlandt als Ausdruck dafür auf, dass die Stoffleitung auf dem kürzesten Wege von den Gefässbündeln zu den Palisadenzellen und umgekehrt vor sich gehen soll. Doch lässt sie sich wohl einfach aus dem grösseren Bedürfnis der Zellen nach luftführenden Intercellularen erklären, welches naturgemäss von dem äussersten Palisadenparenchym nach der Mitte des Blattes zu steigt.

Die Gefässbündel der Blätter sind collateral; das Holz liegt im Blatte immer oben, der Siebteil unten (s. S. 256). Bei Blättern mit concentrischen oder bicollateralen Stammgefässbündeln geht dieser Bau in den Blättern gewöhnlich, jedenfalls in den allerfeinsten Nervenverzweigungen, z. B. bei den Farnen, in den collateralen über; bei den Cucurbitaceen sind sie jedoch selbst hier bicollateral (Fig. 333). Freie Nervenendigungen nehmen oft gewisse Eigentümlichkeiten an, und zwar hauptsächlich von zweierlei Art. Manche Nerven endigen nämlich blind

im Blattrande namentlich in den Blattzähnen und laufen dann oft in ein Epithem aus (s. S. 219). Andere wieder endigen frei in den Maschen des Nervennetzes (Fig. 308); die Bündel werden hier dünner und dünner, und die allerletzten bestehen oft nur aus einigen wenigen Tracheïden und eiweissführenden Zellen, welche am ehesten Siebparenchym oder Geleitzellen entsprechen; diese letzteren sind hier weitlumiger als die Siebröhren (s. „Übergangszellen", Fig. 333). Sehr häufig, besonders bei Bewohnern trockener Standorte, breiten sich die freien Nervenendigungen in einer Gruppe kurzer Tracheïden mit dichten schrauben- oder netzförmigen Verdickungen ohne Siebgewebselemente aus; sie mögen Wasserbehälter darstellen.

Isolaterale Laubblätter können nach der Anordnung der Gewebe ziemlich bedeutend von den dorsiventralen abweichen, wofür Fig. 334 ein Beispiel wiedergibt. Hier hat das Blatt beinahe den Bau einer Sprossachse angenommen: in der Mitte liegt ein farbloses Gewebe, eine Art Mark; rings um dieses liegen Gefässbündel nach allen Seiten, das Holz ist wie im Stamme orientiert, und an die Aussenseite der Gefässbündel stösst ein chlorophyllhaltiges Gewebe, welches auch hier in Schwammparenchym und Palisadenparenchym differenziert ist. Das erstere liegt in den Furchen des Blattes, und nur in diesen finden wir Spaltöffnungen, das letztere liegt in den schwachen Rippen des Blattes. Andere Blätter, wie die stielrunden, aufrecht stehenden von Juncus effusus und verwandten Arten lassen sich in anatomischer Beziehung von einer Sprossachse nicht unterscheiden.

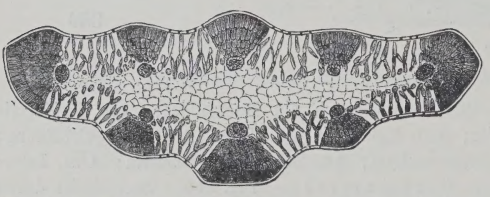


Fig. 334. Querschnitt durch ein Blatt von *Asphodelus luteus*. *p* Palisadenzellen; *s* Schwammparenchym; *o* die morphologische Oberseite; *u* die Unterseite. (Frank).

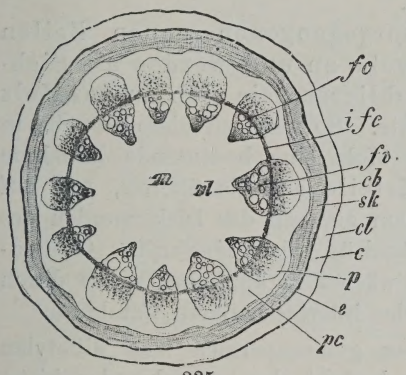
191. Die Blattnerven sind sehr oft von **Scheiden** umgeben, z. B. bei den Familien der Gräser und Riedgräser (siehe § 179). Einige Scheiden gehören dem mechanischen System an; sie sind aus Bastzellen oder ähnlichen gestreckten Festigungszellen zusammengesetzt, welche entweder eine Röhre um das ganze Gefässbündel herum bilden (Fig. 324) oder den Blattnerv nur auf der Ober- und der Unterseite begleiten, so dass an den offenen Seiten der Weg für den Stoffaustausch frei bleibt (Fig. 298). Andere Scheiden bestehen aus dünnwandigen Parenchymzellen, welche sich meist in der Längsrichtung der Nerven strecken und diese in einzelliger Schicht bis in die feinsten Verzweigungen umschließen (Fig. 308). Sie enthalten gelöste Kohlehydrate, vorwiegend Zucker.

Die Blätter verschiedener Nadelhölzer zeigen ganz eigenartige Verhältnisse; hier verläuft mitten im Blatte ein ganz unverzweigter Doppelnerv umgeben von einem farblosen Parenchym, dem Transfusionsgewebe, welches an der Holzseite der Bündel aus toten hofgetüpfelten Zellen, an der Siebteilseite aus lebenden protoplasmareichen Zellen besteht. Dieses Gewebe

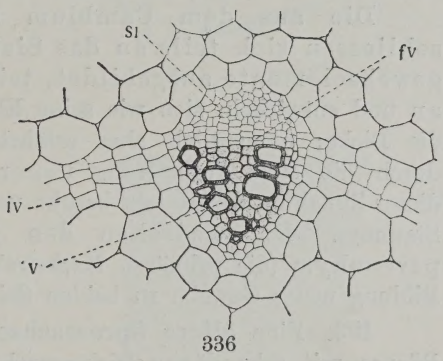
scheint hier den Mangel an Nervenverzweigungen zu ersetzen; es wird von einer Endodermis umgeben und lässt sich am ehesten mit einem Centralcylinder mit mächtigem Pericykel und einschichtiger Endodermis vergleichen.

Kap. 32. Das sekundäre Dickenwachstum.

192. Wir haben auf S. 199 ff. gesehen, dass das primäre Dickenwachstum ohne Vermittelung einer bestimmten Zellschicht durch das Wachsen aller jungen Zellen vor sich geht; ein Palmenstamm erreicht sehr schnell beinahe seine endgültige Dicke dadurch, dass sich das ganze Grundgewebe zwischen den Gefässbündeln in seinem allerobersten blatttragenden Teile ausweitet, und wie alt oder hoch er auch werden mag, so tritt doch später keine nennenswerte oder doch nur eine geringe Zunahme



335



336

Fig. 335. Querschnitt durch einen dünnen Zweig von *Aristolochia Sipho* ($^9/_1$); *m* das Mark, welches von 12 Gefässbündeln, *fv*, umschlossen wird. Der dunkle Kreis ist das Cambium, welches den Holzteil *vl* vom Siebteil *cb* trennt; sein fasciculärer Abschnitt ist *fc*, sein interfasciculärer Abschnitt *ifc*; *p* Siebparenchym; *pc* Pericykel, in welchem sich ein Kreis von Festigungsgewebe *sk* entwickelt hat; *e* Stärkescheide, *c* primäre Rinde, deren äusserster Teil, *cl*, aus Collenchym besteht. (Strasburger). — Fig. 336. Querschnitt durch einen Stengel von *Begonia* ($^{150}/_1$). Das fasciculäre Cambium *fv* eines collateralen Gefässbündels ist nach beiden Seiten mit dem interfasciculären *iv* in Verbindung getreten. Die Rinde liegt in der Figur nach oben, das Mark nach innen zu (Haberlandt).

der Dicke durch eine ähnliche allgemeine Erweiterung der angelegten Elemente ein. Die älteren Sprossachsen und Wurzeln der Monokotylen und Gefässkryptogamen haben in der Regel kein unbegrenztes Dickenwachstum; ebensowenig wachsen die Blätter irgend einer Pflanze durch ein Cambium in die Dicke. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Dikotylen und den Nadelhölzern, deren Wurzeln und Stämme, solange die Pflanze am Leben bleibt, durch sekundäres Dickenwachstum an Mächtigkeit zunehmen (vergl. S. 84). Bei diesen Pflanzen tritt nämlich jenes Cambium in Tätigkeit, von dessen Eigenschaften auf S. 199 ff. die Rede war.

Die Lage des Cambium. Auf S. 257 wurde erwähnt, dass in collateralen Gefässbündeln oft ein Cambium fasciculär, d. h. im Gefässbündel (fasciculus) zwischen Siebteil und Holz auftritt. Das gilt jedoch nicht für die Gefässbündel der Monokotylen, welche ohne Cambium, also „geschlossen" (Fig. 324) bleiben. Soll indessen ein regelmässiges und ausgiebiges Dickenwachstum zustande kommen, so muss natürlich auch das zwischen (inter) den Bündeln liegende Grundparenchym in die Dicke wachsen. Das geschieht dadurch, dass zwischen den zu einem Rohre geordneten Bündeln ein interfasciculäres Cambium auftritt, welches sich an das fasciculäre Cambium anschliesst, so dass ein geschlossenes röhrenförmiges (im Querschnitt kreisförmiges) Cambium die ganze Sprossachse durchzieht (Fig. 335, 336). Die Zellen des Cambium sind auf einem Querschnitt durch die Sprossachse daran kenntlich, dass sie in radialen Reihen geordnet sind (Fig. 322 und 336); der Grund zu dieser Erscheinung ist auf S. 200 erörtert.

Die aus dem Cambium hervorgegangenen neuen Zellen schliessen sich teils an das Siebgewebe an und werden als Siebgewebselemente ausgebildet, teils schliessen sie sich an das Holz an und entwickeln sich wie seine Elemente. So wachsen diese Gewebe in die Dicke; namentlich aber erfährt das Holz eine bedeutende Zunahme durch die stete Auflagerung neuer Holzteile auf die älteren, und auf dieser Zunahme des Holzes beruht vor allem anderen das Dickerwerden des Stammes. Das zwischen den Gefässbündeln liegende Grundparenchym (die primären Markstrahlen) wächst in ähnlicher Weise durch Bildung neuer Gewebe zu beiden Seiten des interfasciculären Cambium.

193. Eine **ältere Sprossachse** einer gymnospermen oder dikotylen Pflanze mit sekundärem Dickenwachstum besteht also aus folgenden histologischen Teilen:

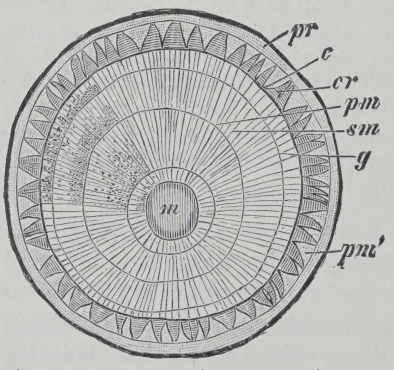
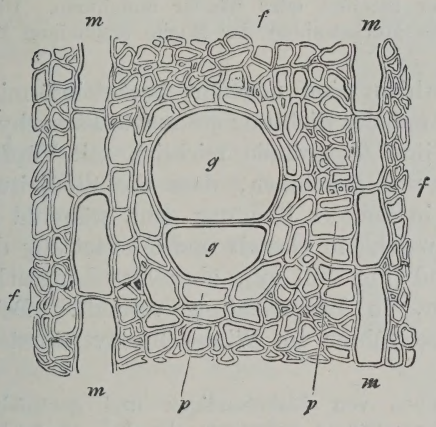


Fig. 337. Querschnitt durch einen im vierten Jahre stehenden Lindenzweig ($^6/_1$). *m* Mark; um dieses herum vier Jahrringe; *g* Jahrringgrenze; *pm* primärer Markstrahl; *pm'* erweitertes Ende eines primären Markstrahles; *sm* sekundärer Markstrahl; *c* Cambium; *cr* Siebteil. (Strasburger.)

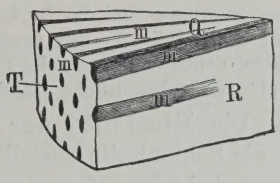
1. Ganz innen liegt das Mark (Fig. 337 m). Es besteht aus dünnwandigen Parenchymzellen, welche im Winter lange Zeit Reservestoffe (Stärke) führen, zuletzt aber absterben und oft ganz verschwinden. Das Mark besitzt in der alten Sprossachse keine grössere Ausdehnung als in der jungen (vergl. S. 234).

2. Das Mark ist von Holz umgeben. Bei den Nadelhölzern besteht das sekundäre, also vom Cambium gebildete Holz ausschliesslich aus Tracheïden (meist hofgetüpfelt wie in Fig. 223 B, S. 182) und Parenchym, in welchen Harzgänge liegen können. Nur die primären Holzteile der Gefässbündel führen enge Gefässe oder Tracheïden mit ring- und

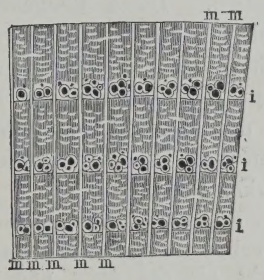
schraubenförmigen Verdickungen. Diese primären Holzteile umgeben das Mark als sog. „Markkrone". Bei den Dikotylen besteht das Holz aus a. Holzgefässen, b. Tracheïden, c. Holzparenchym und d. Ersatzfasern (s. S. 255), mit eingesprengten mechanischen Zellen, nämlich e. Holzfasern (Libriform, Holzprosenchym). Diese, also teils zum Leitungsgewebe, teils zum Festigungsgewebe gehörenden Elemente liegen in Übereinstimmung mit ihrer Entstehung aus einem Cambium in radialen Reihen; bei den Nadelhölzern, deren sekundäres Holz keine Gefässe besitzt, bleiben die Reihen ganz regelmässig (Fig. 242, S. 200), bei den Dikotylen aber stören die stark erweiterten Gefässe mehr oder weniger bald die Regelmässigkeit der Anordnung (Fig. 338). Endlich finden wir f. Markstrahlen sowohl bei Nadelhölzern als bei Dikotylen.



338



339



340

Fig. 338. Querschnitt durch das Holz von *Quassia amara*. *g* Gefässe; *p* Holzparenchym; *f* Holzfasern; *m* Markstrahlen. (Reinke.) — Fig. 339. Schematische Darstellung des Verlaufs und Aussehens der Markstrahlen in einem Baumstamme. *Q* Querschnittfläche; *R* radialer Längsschnitt; *T* die abgerindete Oberfläche des Holzes (tangentialer Längsschnitt); *m* die Markstrahlen. — Fig. 340. Ulmenholz im Querschnitt. In den ältesten Teilen eines jeden Jahrringes (*i—i*) grosse Holzgefässe. In der dunkleren Grundmasse des Holzes liegen Querstreifen von Holzparenchym. *m* Markstrahlen. (Frank.)

Die spezifische Zeichnung des Holzes kann auf drei verschiedenen Faktoren beruhen, der Ausbildung und Anordnung der Markstrahlen, der Disposition der anderen Elemente, besonders der Gefässe, des Holzparenchyms und des Libriforms und endlich der Jahrringbildung.

Die Markstrahlen sind Parenchymbänder, welche aufrecht, d. h. auf die Kante gestellt, in radialer Richtung quer durch das Holz laufen. Sie unterscheiden sich in Länge, Dicke und Höhe voneinander. Manche beginnen ganz innen im Mark, durchlaufen das Cambium und münden in der Rinde; andere beginnen mit einem Jahrring im Holze und endigen an einer

gleichaltrigen Stelle in der Rinde (Fig. 337). Die ersteren, primären Markstrahlen trennen die ursprünglich im Stamm angelegten Gefässbündel (Fig. 335), die anderen, sekundären sind erst während des Dickenwachstums entstanden. Sind sie einmal gebildet, so wachsen sie wie die primären weiter. Die Markstrahlen treten gewöhnlich in einer Dicke von nur wenigen Zellschichten auf (z. B. in einer einzigen Schicht in Fig. 338 und 242), bei der Eiche und Buche und anderen aber finden wir sowohl ausserordentlich dünne Markstrahlen wie auch solche mit vielen Zellschichten (Fig. 341). Ihre Höhe ist immer grösser als ihre Breite, in der Regel aber ziemlich gering (Fig. 339). — Auf den drei verschiedenen Hauptschnitten, welche wir durch einen Baumstamm legen können, treffen wir immer auf Markstrahlen. Im Querschnitt (*Q* in Fig. 339) zeigen sie sich als schmale radial verlaufende Linien; im tangentialen Längsschnitt (*T*) erscheinen sie als kurze senkrecht stehende strichförmige Einsprengungen (bei der Buche an beiden Enden zugespitzt), während sie im radialen Längsschnitt (*R*) die Gestalt schmaler Streifen oder Bänder annehmen. Diese Bänder nennt der Schreiner Spiegel; die Markstrahlen der Buche erscheinen hier als glänzende bräunliche Bänder.

Die Elemente der Markstrahlen sind ungefähr backsteinförmige, auf die Schmalseite gestellte und in radialer Richtung gestreckte Parenchymzellen; bei den Holzpflanzen sind ihre Querwände reichlich mit Tüpfeln versehen. Diese Beobachtung lässt uns annehmen, dass die Stoffleitung durch die Markstrahlen vorwiegend in radialer Richtung geht, während sie in den Zellen des Holzparenchyms, welche in Gestalt und Ausstattung den Zellen der Markstrahlen ähnlich sind (Fig. 321 *hp*), aber ihre Längsachse der der Sprossachse parallel stellen, in Längsrichtung verläuft. Beide Arten von Parenchymzellen im Holze führen im Winter Reservenährstoffe (Stärke, Fett).

Markflecken nennen wir Gruppen von dünnwandigen und getüpfelten Parenchymzellen, welche im Holze gewisser Bäume auftreten; sie sind oft dunkler gefärbt als das Holz und werden allem Anschein nach durch Insektenangriffe (Dipterenlarven) verursacht. Sie setzen den technischen Wert des Holzes herab.

Die übrigen Leitungszellen und Gefässe sowie die mechanischen Zellen des Holzes stehen mit ihren Längsachsen parallel zur Längsachse des Stammes. Die Elemente der beiden Gewebssysteme sind nicht je für sich zu grösseren Verbänden vereinigt, sondern stehen durcheinander gemengt. Die Elemente des Leitungssystems müssen in der Nebenfunktion auch zur Versteifung des Stammes beitragen und sind daher stets verholzt; das gilt vor allem für die Tracheïden und die Ersatzfasern. Umgekehrt mögen die Holzfasern im jungen Holze sich auch an der Stoffleitung beteiligen. — Gelegentlich kommen auch gefächerte Holzfasern vor, d. s. Holzfasern, deren ursprüngliche Form deutlich zu erkennen ist, während ihr Lumen durch dünne Querwände abgeteilt wird (Fig. 321 *gh*). — Wir dürfen annehmen, dass auch die parenchymatischen Elemente des Holzes, soweit sie verholzt sind, zur Festigung beitragen, z. B. bei unseren Holzpflanzen. Die drei Hauptfunktionen des Holzes (Stoffleitung, Festigung, Speicherung von Nährstoffen) sind also nicht scharf voneinander zu trennen; das findet auch seinen Ausdruck in Zwischenformen zwischen den typisch ausgebildeten Elementen.

Alle zum Leitungssystem gehörenden Zellen und Gefässe stehen miteinander in Verbindung, und zwar hauptsächlich in der Art, dass das Holzparenchym immer die Gefässe umschliesst und sie untereinander und mit den Markstrahlen verbindet (Fig. 338), so dass das Holzparenchym ein zusammenhängendes Netzwerk im Festigungsgewebe bildet und alle leitenden Elemente in gegenseitige Verbindung bringt. Das Holzparenchym erscheint daher häufig auf dem Querschnitt in Gestalt von tangential oder seltener radial verlaufenden Streifen oder langgestreckten Flecken zwischen den Markstrahlen oder zwischen diesen und den Gefässen, Flecke, welche sich manchmal schon mit blossem Auge oder mit der Lupe erkennen lassen (Fig. 340). In ähnlicher Weise stehen auch alle speziell mechanisch wirkenden Zellen in continuierlicher Verbindung miteinander und bilden ein Netzwerk im Leitungsgewebe.

Als dritter Faktor von Bedeutung für die charakteristische Zeichnung des Holzes sind die Jahrringe zu nennen. Bei keiner mehrjährigen Pflanze wird das Wachstum ohne Unterbrechung fortgesetzt; in allen Klimaten treten ungünstige Perioden (Winter, Trockenzeit) ein, in welchen die Wirksamkeit des Cambium gehemmt wird. Da die im Frühjahr mit beginnender Tätigkeit des Cambium gebildeten Gewebe in Farbe und Beschaffenheit sich von den zuletzt (bis in den August hinein, in welchem Monat bei uns im allgemeinen das Wachstum aufhört) gebildeten Geweben unterscheiden, wird die Grenze zwischen den beiden Vegetationsperioden so scharf,

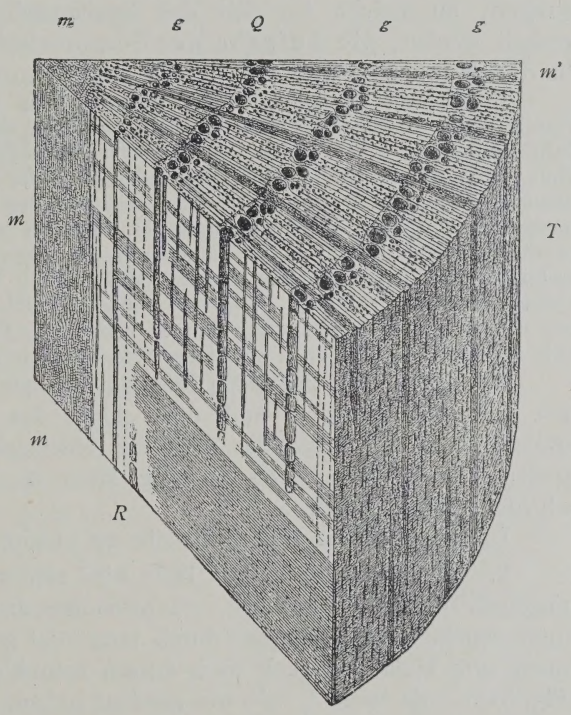


Fig. 341. Ausschnitt aus dem Holze eines fünfjährigen Eichenzweiges (8/1). Auf der Querschnittfläche *(Q)* sehen wir das Mark *(m)*, fünf Jahrringe mit grossen Gefässen *(g)* im Frühjahrsholz und kleineren Gefässen (schwarze Punkte) im Sommerholz. Sowohl breite *(m')* als schmale Markstrahlen treten in der Figur hervor. *R* radialer Schnitt; die schmäleren und breiteren wagrechten Streifen sind Markstrahlen. Die Glieder der grossen Gefässe sind deutlich zu sehen; die feinen Punktreihen bezeichnen das Holzparenchym. *T* die Rindenseite des Holzes; die kurzen sekundären Markstrahlen erscheinen als strichförmige Einsprengungen, die breiten primären als senkrechte Streifen. (Hempel und Wilhelm.)

dass sie schon für das blosse Auge sichtbar wird (Fig. 242, 337, 340, 341). Der jährliche Zuwachs wird als Jahrring bezeichnet. Im Holze sind die Jahrringe in der Regel sehr deutlich, nicht so in der Innenrinde. Die Unterschiede zwischen dem Sommerholz des einen Jahrringes und dem Frühjahrsholze des nächsten bestehen im wesentlichen im folgenden: 1. in den Zellen des Sommerholzes ist der radiale Durchmesser kürzer, so dass die Zellen tangential abgeplattet erscheinen, und 2. sind sie vielfach dickwandiger (Fig. 242). 3. Die Gefässe (bei den Laubhölzern) sind oft im Frühjahrsholze besonders zahlreich und weit, so dass sie sich schon mit blossem Auge als grosse Poren zu erkennen geben, z. B. bei der Eiche (Fig. 341), Esche u. a., während sie im Sommerholz klein und eng sind oder auch vollkommen fehlen können. Das Frühjahrsholz hat eben vor allem anderen für die Stoffleitung zu sorgen, an welche zur Zeit des Laubausschlages grosse Anforderungen gestellt werden; die Aufgabe des Sommerholzes liegt hauptsächlich in der mechanischen Festigung des Stammes (S. 234).

Die Ursache für die Jahrringbildung hat man früher (Hugo de Vries) in den verschiedenen Druckverhältnissen gesucht, welchen das Holz zu den verschiedenen Jahreszeiten von seiten der Rinde ausgesetzt sein sollte. Das im Frühjahr gebildete Holz sollte durch die im Winter eingerissene oder zum Teil vertrocknete Rinde keinem so starken Drucke unterworfen sein wie das Sommerholz durch die frische neugebildete Rinde. Diese Erklärung ist indessen unrichtig. Nach Krabbe u. a. existieren solche Druckverschiedenheiten nicht; dagegen stehen das grosse Wasserbedürfnis der Pflanze und die lebhafte Saftströmung im Frühjahr in eigentümlicher Correlation zur Holzbildung. Wird ein Baum entlaubt, so sinkt der Wasserverbrauch mit der sinkenden Verdunstung und es bildet sich Sommerholz; schlägt der Baum aufs neue aus, so wird auch aufs neue Frühjahrsholz gebildet.

Die Breite der Jahrringe wechselt im gleichen Individuum je nach den Lebensbedingungen und dem Alter des Baumes; im allgemeinen erreichen die Jahrringe die geringste Mächtigkeit unter höheren Breitegraden. Auch der gleiche Jahrring kann an verschiedenen Stellen verschiedene Dicke haben.

Über Hyponastie und Epinastie an plagiotropen Zweigen siehe S. 39.

3. Das Cambium. Das Holz wird röhrenförmig von dem Cambium umgeben, dessen jugendliche, dünnwandige und protoplasmareiche Zellen durch regelmässige Teilungen durch tangential gestellte Wände sowohl nach innen zum Holze als auch nach aussen zum Siebteil Tochterzellen abgeben (Fig. 342). Es besteht, wie wir gesehen haben, aus fasciculären und interfasciculären Abschnitten; seine Zellen liegen in radialen Reihen (S. 200), und diese Reihen lassen sich natürlich auch bis in die vom Cambium gebildeten Gewebe hinein verfolgen. Im Holze sind es oft die stark erweiterten Gefässe, welche diese Reihenanordnung stören, im Siebteil dagegen sind es Längsteilungen und die Verschiebungen, welchen das zarte Gewebe unterliegen muss, wenn es der starken, von innen her wirkenden Dehnung durch die wachsende Holzmasse ausgesetzt ist.

Zum Cambium müssen wir alle diejenigen Zellen jeder Reihe rechnen, welche sich tangential teilen; ob nun aber im gegebenen Fall nur eine einzige (eine Initialzelle, *i* in Fig. 342) oder mehrere Zellen als Cambiumzellen

anzusprechen sind, lässt sich oft sehr schwer entscheiden. Die Formen der Zellen entsprechen den Gewebsarten, für welche sie bestimmt sind; die langen Elemente der sekundären Gewebe entstehen auch aus langen Cambiumzellen (Fig. 240, S. 200; 223 *A*, S. 182), welche unter Umständen eine Querteilung eingehen können (Holzparenchym und gefächerte Holzfasern, Geleitzellen im Siebteil), während die kurzen Elemente (Markstrahlen) aus kurzen Cambiumzellen hervorgehen. Für die Anlage eines sekundären Markstrahles müssen die langen Cambiumzellen erst quer geteilt werden.

Die vom Cambium abstammenden Zellen können sich weiter teilen, so besonders im Siebteil bei der Bildung der Siebröhren; die meisten aber nehmen besonders im Holzteil ohne weiteres ihren endgültigen Charakter an.

4. Als Rinde fasst man häufig alle ausserhalb des Cambium liegenden Gewebe zusammen, welche sich bei Holzpflanzen besonders im Frühjahr so leicht vom Holze ablösen lassen, weil das Cambium und die zarten protoplasmareichen Zellen seiner Umgebung einer Verletzung keinen Widerstand leisten können; doch setzt sich die Rinde in diesem weiteren Verstand aus folgenden nach ihrer Entstehung und Bau verschiedenen Geweben zusammen:

A. Ganz innen liegt die Siebgewebszone (Bastring, Bastzone). Hierher müssen der primäre Siebteil und alle vom Cambium sekundär nach aussen abgegebenen Gewebe gerechnet werden, welche also aus Siebröhren mit ihren Geleitzellen, Cambiform, Siebparenchym, häufig auch Bast und endlich Markstrahlen bestehen. Diese Siebgewebszone nimmt nicht entfernt die Mächtigkeit an, wie das im gleichen Zeitraume entstandene Holz. Jahrringe

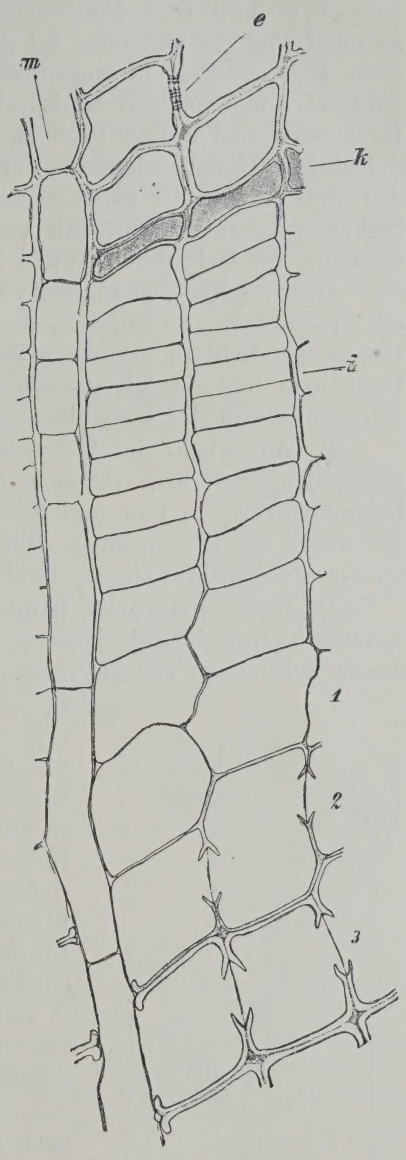


Fig. 342. Teil eines Querschnittes durch den Stamm der Kiefer. *k*—*e* Siebgewebe; bei *e* eine Siebplatte; *1, 2, 3* das jüngste Holz, dessen Tracheïden an den Seitenwänden Hoftüpfel ausbilden. Die Initialzelle des Cambium ist mit *i* bezeichnet. *m* Markstrahl. (Strasburger.)

lassen sich nicht unterscheiden, wenn auch bei einzelnen Pflanzen eine Schichtung besonders dadurch zustande kommt, dass Siebgewebe, Siebparenchym und Bast einigermassen regelmässig in tangentiale Schichten geordnet sind; so besonders bei den Nadelhölzern. Bei der Linde beispielsweise liegt der Bast in tangentialen Schichten, welche sich als zusammenhängende, nur von den Markstrahlen durchlöcherte Bänder ablösen lassen. Im grossen und ganzen liegt der Bast in Form von isolierten Strängen in die übrigen Gewebe eingestreut (Fig. 289 und 290, S. 229). Die Zellen in den Markstrahlen der Siebgewebszone stimmen im Bau mit den Zellen des Siebparenchyms überein, mit welchen sie ebenso wie die entsprechenden Elemente im Holz durch Tüpfel in Verbindung treten.

Diese Siebgewebe führende Rinde dient teils zum Transport und teils zur Speicherung von Eiweissstoffen, von Kohlehydraten und Fett im Winter. Die in den Blättern gebildeten Baustoffe wandern ausschliesslich durch das Parenchym und das Siebgewebe der Rinde abwärts und treten durch die Markstrahlen in das Holz ein.

B. Ausserhalb der Siebgewebszone liegt der Pericykel mit seinem Parenchym, Bast usw. Ihrer Entstehung nach gehören diese Gewebe zum Centralcylinder, in Bau und Eigenschaften aber schliessen sie sich an die ausserhalb liegende „primäre“ Rinde an und in vielen Fällen sind sie nicht durch eine deutliche Grenzschicht (Endodermis) gegen diese abgetrennt.

C. Unter primärer Rinde verstehen wir alles zwischen Centralcylinder und Epidermis liegende Gewebe. Sie besteht aus Grundgewebe, dessen Zellen zum Teil als chlorophyllführende Zellen (grüne Rinde), teils in vielen Fällen als Festigungsgewebe (Collenchym, gelegentlich auch Bast [Fig. 289, S. 229] oder Gruppen von Steinzellen) ausgebildet werden. In älteren Stämmen geht die primäre Rinde oft zu Grunde und wird abgeworfen, wenn durch Korkbildung Schuppen- oder Ringelborke entsteht; manchmal aber nimmt sie auch durch Bildung von Phelloderm zu (siehe S. 220). In vielen Fällen wird ihre innerste Schicht zu einer Stärkescheide (Fig. 304 *e*, S. 239; Fig. 326, S. 260) oder zu einer Endodermis mit deutlichen Casparyschen Punkten, wie wir sie in der Endodermis der Wurzel finden.

Fig. 343. Längsschnitt durch einen Buchenstamm; links ein abgebrochener Zweig, welcher durch das Wachstum des Stammes eingeschlossen worden ist. (Oppermann und Hauch.)

D. Das Hautgewebe bildet die Grenze nach aussen (siehe Kap. 25). Bei vielen Holzpflanzen greift die Korkbildung so weit in die Rinde ein, dass sogar Partien der Siebteile von der Verbindung mit den übrigen lebenden Elementen abgeschnitten und abgeworfen werden.

Zu Zwecken einer pharmakognostischen Beschreibung einer Rinde lassen sich wohl B. und C. am

besten unter der Bezeichnung Mittelrinde zusammenfassen; A. ist dann Innenrinde, und der Kork mit dem von ihm getöteten Gewebe heisst Aussenrinde.

194. Die charakteristische Zeichnung des Holzes wird ausser durch die obengenannten Faktoren auch durch Äste oder Knorren, d. h. die innersten, nach innen zu ebenmässig zugespitzten Enden von Zweigen (Fig. 343 und 345) bedingt, welche im Mutterstamm vollkommen eingeschlossen liegen und hier bis in den jüngsten Jahrring hineinreichen, denn sie stammen eben von Knospen aus dem ersten Jahre des Mutterzweiges. Der erste Jahrring der Seitenachse setzt sich unmittelbar in den zweiten der Mutterachse fort, und sein Mark steht in Verbindung mit dem Mark der letzteren (Fig. 344). Diese inneren Zweigenden müssen notwendigerweise im

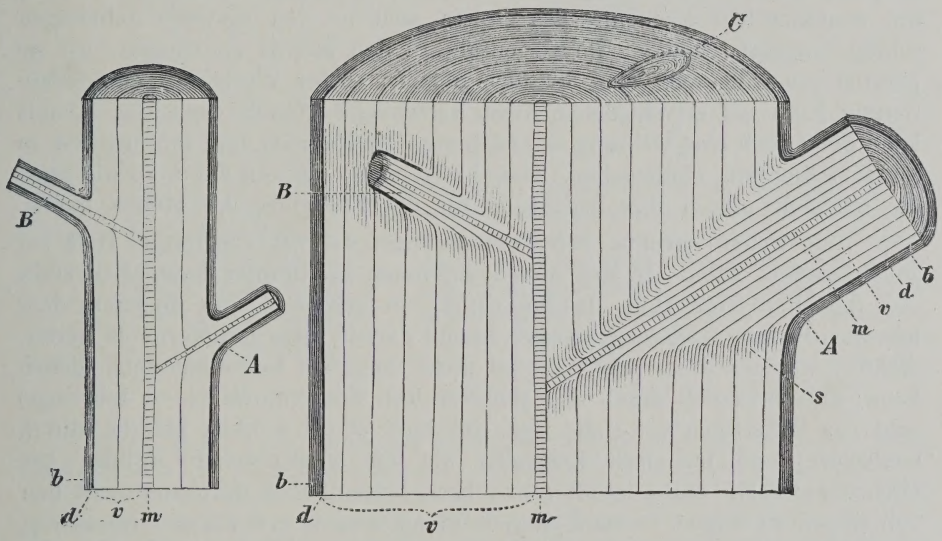


Fig. 344. Schematischer Längsschnitt durch einen zweijährigen Zweig mit zwei Seitenzweigen. *m* Mark; *v* Holz (zwei Jahrringe); *b* Rinde; *d* Cambium (die schwarze Linie zwischen Holz und Rinde). In jedem Seitenzweig *(A, B)* liegt nur ein Jahrring, welcher mit dem zweiten Jahrring des Mutterzweiges sich vereint. (Samsöe Lund.) — Fig. 345. Schematischer Längsschnitt durch einen achtjährigen Stamm. *m*, *v*, *b* und *d* wie in Fig. 344. *A* das kegelförmige Ende eines Zweiges. Bei *B* ist ein anderer Zweig im Längsschnitt getroffen; er ist nur drei Jahre alt geworden, bevor er abbrach, überwallt und vollkommen im Mutterstamme eingeschlossen wurde. *C* ein überwallter Zweig im Querschnitt. (Samsöe Lund.)

Längsschnitt nach innen zugespitzt erscheinen, da sie um so weniger Jahrringe besitzen, je weiter sie von dem Umkreis des Stammes entfernt liegen; das Cambium rückt ja mit jedem Jahr weiter und weiter nach aussen, und die Cambien der Zweige und des Mutterstammes gehen ineinander über. Ein Stamm ohne alle Verzweigung müsste im Längsschnitt immer parallele, senkrecht verlaufende Jahrringe zeigen; die Äste aber zwingen die Jahr-

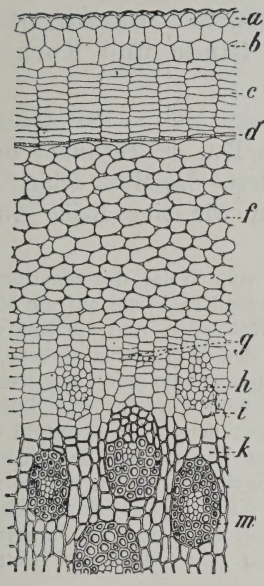
ringe zum Ausweichen nach den Seiten (Fig. 343) und bringen so die verschiedensten, zu feineren Möbelarbeiten geschätzten Zeichnungen hervor.

195. Veränderungen in der Natur des Holzes. Im Verlaufe des Dickenwachstums treten Veränderungen in den Eigenschaften der neu hinzugekommenen Elemente auf. Die neuen Holzfasern werden länger und weiter als die in der Jugend des Stammes angelegten; nach einigen Jahren ist dann eine bestimmte Durchschnittsgrösse erreicht, welche für die Zukunft eingehalten wird. So fand Sanio bei einer Kiefer, dass die Tracheïden vom 1. bis zum 45. Jahre an Grösse zunahmen; ebenso ist es durchgehends Regel, dass die Gefässe der ältesten Jahrringe die engsten sind, und dass sie in den jüngeren Jahrringen stetig weitlumiger werden, bis ein gewisser Querdurchmesser erreicht ist. Eine weitere Veränderung geht dahin, dass die anatomischen Elemente des Holzes sich in den späteren Jahrringen schräg tangential stellen, im Gegensatz zu den älteren Jahrringen, wo sie parallel zur Längsachse des Stammes stehen; dieser Wechsel in der Orientierung kann bei verschiedenen Arten verschiedene Grade erreichen. Damit kann dann auch eine Drehung des Stammes (Drehwuchs) und Spaltbarkeit in schräger Richtung einhergehen. Sowohl die ersterwähnten Faktoren wie auch die letzteren mögen ihre Bedeutung für die Festigung des Holzes haben.

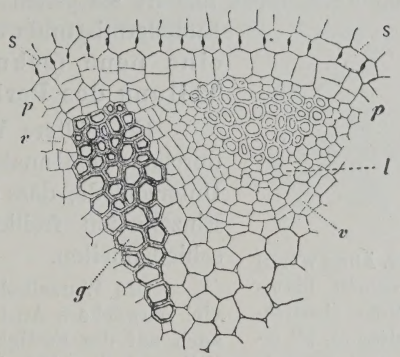
Eine weitere Gruppe von Veränderungen betrifft das fertige Holz bei zunehmendem Alter. In den älteren Stämmen bestimmter Baumarten stellt sich das ältere (tote) Holz, das Kernholz, in Gegensatz zum jüngeren, dem lebenden Splint. Dieser Gegensatz beruht darauf, dass das Kernholz härter, dichter, weniger wasserreich ist und nicht mehr als Leitungsgewebe dienen kann; ausschliesslich durch den jüngsten Teil des Splintes (2—6 Jahrringe) geht das Saftsteigen vor sich. Das Kernholz ist oft dunkler gefärbt (durch Gerbsäure) und technisch wertvoller als der wasserreichere Splint. Die Grenze zwischen beiden ist oft sehr scharf, braucht aber durchaus nicht den Jahrringen zu folgen. — Stark gefärbtes Kernholz haben z. B. Ebenholz (Diospyros), Bleistiftholz (Juniperus virginiana), Palisander, Teakholz und andere Farbhölzer (vergl. S. 170). Die Birke, die Buche, die Fichte usw. sind Splintbäume, deren Holz keiner weiteren Veränderung unterliegt, als dass es mit der Zeit seine Eigenschaften als wasserleitendes Gewebe einbüsst.

196. Anormales sekundäres Dickenwachstum des Stammes. Einige wenige Monokotylen mit verzweigten Sprossachsen besitzen im Zusammenhang mit dieser Verzweigung, welche die Ausbildung einer viel schwereren Krone gestattet (siehe S. 84), sekundäres Dickenwachstum, und zwar gehören hierher Dracaena, Yucca, Aloë, Agave und andere; einige Pflanzen dieser Gruppe erreichen sogar eine enorme Dicke (z. B. der Drachenblutbaum, Dracaena Draco, auf Teneriffa). Der Stamm ist hier ursprünglich wie bei den Palmen gebaut; zahlreiche Blattspurstränge liegen unregelmässig verteilt im Querschnitt. Ausserhalb dieser Blattspurstränge aber entsteht in der Rinde ein cambiales Gewebe, dessen Zellen sich wie in der dikotylen Sprossachse vorzugsweise durch tangentiale Wände (Fig. 346 *g*) teilen. In dem so entstandenen, in regelmässige radiale Reihen geordneten Gewebe erscheinen

durch weitere unregelmässigere Längsteilungen vollständige Gefässbündel, welche ganz wie bei den übrigen Monokotylen verstreut liegen und geschlossen, d. h. ohne Cambium sind (Fig. 346). Das Gewebe zwischen ihnen zeigt reihenförmige Anordnung, welche sich aus seiner Entstehung erklärt; es tritt frühzeitig Verholzung ein (Fig. 346 *m*).



346



347

Fig. 346. Stammquerschnitt von *Dracaena*. *a* Epidermis; *b* Rindenparenchym; *c* Kork; *d* Korkcambium; *f* Rindenparenchym. Ausserhalb *g* liegt ein Teilungsgewebe; *g*, *h* und *m* sind Gefässbündel (*g* in der Anlage, *m* fertig ausgebildet); *i* unverholztes und *m* verholztes sekundäres Gewebe ($^{100}/_{1}$). (Belzung.) — Fig. 347. Teil eines Wurzelquerschnittes von *Vicia Faba*. *g* Holzstrahl; *p* Pericykel; *s* Endodermis; *l* Siebgewebe; *v* Cambium. (Haberlandt.)

Viele Lianen haben anormales sekundäres Dickenwachstum. Besonders häufig wird das Holz durch grosse weichere Parenchymmassen in besondere Stränge gespalten, doch wird dieser Zweck in verschiedenen Familien (Bignoniaceen, Sapindaceen, Malpighiaceen, Bauhinien und anderen) mit verschiedenen Mitteln erreicht; der Wert dieser Einrichtung leuchtet ein bei Stämmen, welche so starker Biegung und Drehung ausgesetzt sind wie eben die Schlingpflanzen. Ferner muss hier wieder auf die grosse Weite der Holzgefässe und Siebröhren hingewiesen werden, welche für die Saftleitung in den langen und dünnen Stämmen der Lianen unerlässlich ist (siehe S. 109 u. S. 246).

197. Das Dickenwachstum der Wurzel. Die Wurzeln der Monokotylen und Gefässkryptogamen wachsen nicht in die Dicke; nur die Zellwände werden in älteren Wurzeln dicker und holzartiger, und besonders wird die Endodermis verdickt.

Im Gegensatz dazu besitzen die Wurzeln der Dikotylen und Nadelhölzer Dickenwachstum. Das Cambium wird zu allererst jeweils innerhalb der Siebteile angelegt, setzt sich darauf nach den Seiten zu fort und zieht sich aussen um die Holzteile herum durch den Pericykel (Fig. 347). So bildet sich ein zusammenhängendes, anfangs im Querschnitt wellig erscheinendes und später durch ausgleichendes Wachstum vollkommen kreisförmiges Cambium, welches von nun an ganz wie im Stamm nach aussen Siebgewebe, nach innen Holz abgibt. Vor den primären Holzsträngen

wird oft nur Parenchym gebildet, so dass hier eine entsprechende Anzahl von Markstrahlen entsteht (Fig. 348); in anderen Fällen wird auch hier Holz gebildet, und alle Holzteile vereinigen sich zu einem einzigen Ringe. So geht der radiale Bau der Wurzel in den collateralen über.

Rinde und Hautgewebe können auf die Dauer dem Wachstum der inneren Teile nicht folgen; sie gehen zu Grunde (mit Ausnahme etwa der Endodermis) und werden abgeworfen. Darauf entstehen eine neue (sekundäre) Rinde und Kork durch Teilung des Pericykels.

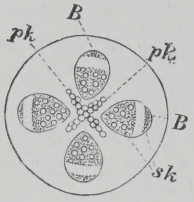


Fig. 348. Ältere Wurzel im Querschnitt. Die ursprüngliche vierstrahlige Holzmasse, *pk*, erscheint unverändert in der Mitte; *sk* sekundäre Teile des Gefässbündels; der primäre Siebteil, *B*, liegt an der äusseren Seite des Gefässbündels.

Eine ältere Wurzel zeigt also in den Hauptzügen durchaus den anatomischen Bau des Stammes mit dem Unterschiede, dass in der Regel das Mark fehlt. In den Einzelheiten freilich treffen wir eine Reihe von Verschiedenheiten.

Das Wurzelholz weicht vom Holze des Stammes durch viel schwächere Ausbildung sowohl in bezug auf die Masse als auch auf die Festigkeit der Holzzellen und Gefässe ab. Die Zellen sind weitlumiger und das Wurzelholz daher weicher, poröser und leichter. Das Holzparenchym spielt eine wesentliche Rolle; zumal sind die fleischigen Wurzeln, wie Rüben und Rettige, aus unverholztem Holzparenchym aufgebaut, in welchem die grossen Gefässe eingestreut liegen. Die Jahrringe treten weniger deutlich hervor. — Die Seitenwurzeln, welche mehr in wagrechter Richtung streichen, sind oft ganz excentrisch gebaut; das Mark liegt der Unterseite viel näher als der Oberseite, und die Jahrringe sind an der Unterseite bedeutend schmäler. Am weitesten gehen darin die Brettwurzeln (siehe S. 101).

198. Anormaler Wurzelbau. Eine ganze Reihe, besonders fleischiger, Wurzeln sind nach anderem Typus als dem gewöhnlichen gebaut. Von solchen bei uns wachsenden sei Beta vulgaris hervorgehoben. Schon die Sprossachsen zeigen ungewöhnlichen Bau; die ersten Gefässbündel schliessen weder zu einem Kreise zusammen noch sind sie durch ein Cambium miteinander verbunden. Dagegen bildet sich ein Cambium aussen in der Rinde, durch dessen Tätigkeit neue Gefässbündel entstehen, und von nun an geht das Wachstum normal vor sich (Fig. 287, S. 227). Viel merkwürdiger aber verhält sich die Wurzel. Die bekannten Ringe der roten Rübe sind nicht Jahrringe, da sie ja alle aus einer Vegetationsperiode stammen; sie entstehen dadurch, dass neue Cambien concentrisch umeinander in der (sekundären, vom Pericykel abstammenden) Rinde auftreten. Wenn ein Cambium eine Zeitlang funktioniert und eine Anzahl durch Markstrahlen getrennter Bündel gebildet hat, welche im wesentlichen aus Siebgewebe und einigen Holzgefässen bestehen (wir können die letzteren als weissliche Partien in der Wurzel erkennen), so stellt es sein Wachstum ein, und weiter aussen in der Rinde erscheint ein neues Cambium, welches später ganz ebenso wieder durch ein neues ersetzt wird usf. Auf diese Art und Weise können bis zu zehn Ringe entstehen. Ferner finden wir eiweissführendes Siebgewebe. Die

Holzgefässe sind die einzigen Elemente, deren Wände verholzen. Ganz aussen erscheint eine Korkschicht.

In anderen fleischigen Wurzeln, wie Kohlrüben, Runkelrüben, Knollen von Convolvulus Jalapa und anderen besteht die Hauptmasse der Gewebe wie überhaupt in fleischigen Organen aus dünnwandigem Parenchym. Im Holzparenchym selbst entstehen oft sekundäre Gefässbündel mit centralem Holz und einer Schicht radial geordneter Zellen (Siebgewebe) um dieses herum oder auch umgekehrt. Es würde zu weit führen, auf die vielen Fälle von anormalem Wurzelbau weiter einzugehen.

Sechster Abschnitt.

Physiologie des Stoffwechsels.

Kap. 33. Atmung und Stoffabbau.

199. Als **Atmung** (Respiration) bezeichnet man die Aufnahme von Sauerstoff und die Ausscheidung von Kohlensäure durch lebende Wesen. Die Atmung ist ein Ausdruck für chemische Prozesse im lebenden Körper, und wir wissen, dass ohne solche chemische Prozesse keine Lebensvorgänge möglich sind; diese Stoffumsetzungen geben die wichtigste Energiequelle der lebenden Körper ab. Sehen wir von einer Reihe von Mikroorganismen ab, welche keinen freien Sauerstoff aufnehmen (§ 203), so können wir sagen, dass alle lebenden Pflanzen atmen; das gleiche gilt für die Tiere.

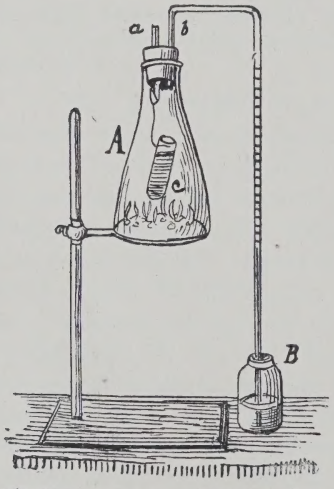


Fig. 349. Apparat zur Demonstration der Atmung. (Nach Detmer.)

Der Sauerstoffverbrauch der Pflanzen lässt sich durch folgenden Versuch nachweisen. Man bringt lebende Pflanzen oder Pflanzenteile in ein Glasgefäss (Fig. 349 *A*) und verschliesst dieses luftdicht durch einen Kork. In diesem letzteren sitzt ein Glasstab *(a)*, an welchem unten ein kleines Gläschen *(c)* mit barythaltiger Kalilauge zur Absorption der während des Versuches gebildeten Kohlensäure befestigt ist. Durch den Kork geht ferner ein doppelt gebogenes Glasrohr *(b)*, welches in eine kleine Flasche *(B)* mit Quecksilber führt. In diesem Apparat steigt nun das Quecksilber von *B* nach und nach im Glasrohr in die Höhe, und das Steigen kommt erst dann zum Stillstand, wenn die Luft im Apparate keinen Sauerstoff mehr enthält. Dass der Sauerstoff in dem gegebenen Quantum Luft wirklich durch die Pflanzen verbraucht wurde, geht daraus hervor, dass das Quecksilber in einem gleichen Apparat ohne Pflanzen in Ruhe bleibt. Aus dem Steigen des Quecksilbers im Glasrohre lässt sich die Abnahme des Luftvolumens im Apparate und damit die von den Pflanzen aufgenommene Sauerstoffmenge unter Berücksichtigung von Luftdruck und Temperatur berechnen.

Dass es sich dabei wirklich um Sauerstoff handelt, lässt sich am einfachsten durch den folgenden, in Fig. 350 illustrierten Versuch nachweisen. Lebende Pflanzenteile, z. B. keimende Samen, Blüten, Blätter, Pilze u. dergl. bringt man in nicht zu geringer Menge in ein Glas mit Glasverschluss, welches dunkel gestellt wird, wenn es sich um grüne Pflanzenteile handelt, um Störungen des Versuchs durch Kohlensäureassimilation zu verhindern. Nach Verlauf eines Tages führt man an einem Draht ein brennendes Licht in das Glas ein; das Licht erlischt sofort, da eben die Pflanzen den Sauerstoff verbraucht haben (Fig. 350 *A*). Trockene oder durch Abbrühen eben getötete Pflanzenteile nehmen dagegen keine nachweisbaren Mengen von Sauerstoff auf (Fig. 350 *B*).

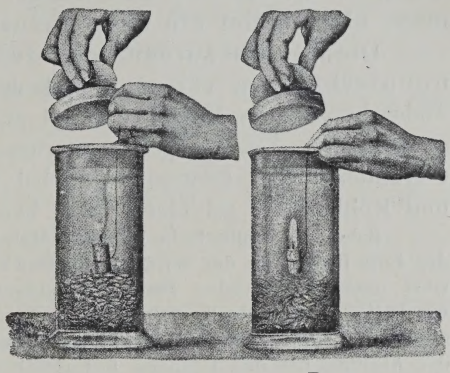


Fig. 350. Demonstration des Sauerstoffverbrauchs bei der Atmung der Pflanzen. (Errera und Laurent.)

Die Ausscheidung von Kohlensäure durch die Pflanzen. In dem vorhin beschriebenen Apparat (Fig. 349) erscheint bei den Versuchen ein weisser Niederschlag (kohlensaures Baryt) in der barythaltigen Kalilauge *(c)*, und in diesem Niederschlag ist viel mehr Kohlensäure gebunden, als der ganz geringen Menge entspricht, welche sich von Anfang an in der eingeschlossenen Luft befand. In schöner Weise lässt sich die Kohlensäureausscheidung durch einen Versuch zeigen, welcher in Fig. 351 zur Abbildung gebracht ist. Durch den Apparat wird ein Luftstrom, z. B. mit Hilfe einer Saugflasche *(s)*, geleitet. Die Flaschen *a*, *b*, *d* und *e* enthalten bestimmte Mengen von Barytwasser; im Behälter *c* sind Pflanzen untergebracht. Der Kohlensäuregehalt der Luft wird in *a* als weisser Niederschlag zurückgehalten und das Barytwasser in *b* bleibt daher klar; der reichliche Niederschlag in *d* ist also eine Folge der Kohlensäureausscheidung durch die Pflanzen. Durch Wiegen des ausgeschiedenen kohlensauren Baryts oder durch Titrieren der gelösten Barytmenge in *d* und *e* lässt sich die von den Pflanzen ausgeschiedene Kohlen-

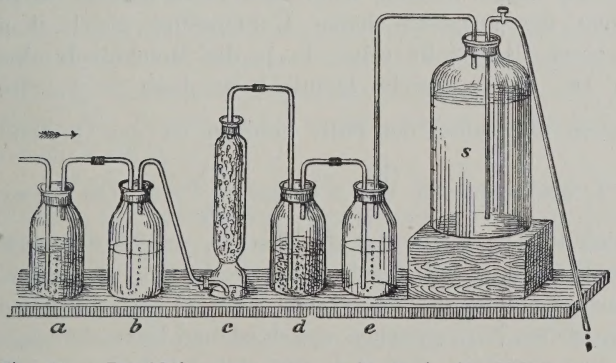


Fig. 351. Durchlüftungsapparat zum Nachweis der Kohlensäureausscheidung der Pflanzen. (Frei nach Sachs u. a.)

säuremenge bestimmen. Besitzen die Pflanzenteile Spaltöffnungen, so tritt die Kohlensäure durch diese aus, ebenso wie auch der Sauerstoff auf diesem Wege am leichtesten in die Pflanze eindringt. Doch ist die Atmung durchaus nicht an die Anwesenheit von Spaltöffnungen gebunden.

Die Kohlensäurebildung geschieht auf Kosten von Pflanzenstoffen, welche zu Kohlensäure und Wasser oxydiert werden. Mit der Atmung muss also immer ein Stoffverlust verbunden sein.

Die Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme gehen ununterbrochen vor sich, solange die Pflanze lebt. Mit Eintritt des Todes hören diese Vorgänge sofort auf; bald können indessen unter Kohlensäurebildung Zersetzungen eintreten oder es beginnen rein chemische Oxydationen der Pflanzenstoffe, bei welchen wieder Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure gebildet werden kann.

Schon der italienische Forscher Malpighi (1687) wusste, dass Samen zur Keimung der Luft bedürfen; der schwedische Gelehrte Scheele (der Entdecker des Sauerstoffs) wies nach, dass dabei Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure ausgeschieden werde (1777). Durch die Arbeiten von Ingenhousz (1786), Saussure (1804) und anderen aus dem Beginn des 19. Jahrhunderts (Dutrochet) wurde die allgemeine Verbreitung der Atmung bei den Pflanzen festgestellt und der Gegensatz zwischen Atmung und Kohlensäureassimilation erkannt. Liebigs unrichtige Auffassung von der Kohlensäureausscheidung der Pflanzen als einer Art Filtration oder Evaporation der Erdkohlensäure durch die Pflanze (1840) war ein Rückschritt, welcher erst durch die Arbeiten von Garreau (1851) und Sachs (1865) überwunden wurde.

200. Unter respiratorischem Quotient versteht man das Verhältnis zwischen dem ausgeschiedenen Volumen Kohlensäure und dem aufgenommenen Volumen Sauerstoff; es wird der Kürze halber mit $\frac{CO_2}{O_2}$ bezeichnet. Wenn die gesamte aufgenommene Sauerstoffmenge in der gleichzeitig ausgeschiedenen Menge Kohlensäure erscheint, wenn also für jedes aufgenommene Sauerstoffmolekül O_2 ein Molekül Kohlensäure CO_2 ausgeschieden wird, muss das Volumen der ausgeschiedenen Kohlensäure gleich dem Volumen des ausgeschiedenen Sauerstoffs sein, da ja die Molekülvolumina aller Gase gleich sind. Der respiratorische Quotient ist dann $= 1$, also $\frac{CO_2}{O_2} = 1$. Das ist indessen nur selten der Fall; häufiger ist der Quotient grösser oder kleiner als 1, also entweder $\frac{CO_2}{O_2} > 1$ oder $\frac{CO_2}{O_2} < 1$. Die Grösse des Quotienten richtet sich teils nach der Art der Körper, welche der Oxydation in der Pflanze unterliegen, teils nach dem Grade der Oxydation. In dieser Beziehung können bedeutende Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzenarten und, bei gegebener Art, zwischen verschiedenen Entwickelungsstufen bestehen. Es ist also unrichtig, dass, wie manchmal behauptet wird, der respiratorische Quotient der Pflanzen immer oder gewöhnlich gleich 1 sei; die Tabelle auf S. 286 gibt hierfür einige Beispiele. — Ist $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ oder doch ungefähr 1, so lässt sich meist mit einiger Sicherheit darauf schliessen, dass hier besonders Kohlehydrate bei den Stoffumsetzungen völlig oxydiert werden; die Oxydation des Zuckers zum Beispiel gibt $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{6}{6} = 1$ (nach der Gleichung $C_6H_{12}O_6$

$+ 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O$). Beispiele hierfür geben keimende Weizenkörner u. a. (siehe Tabelle). Ist $\frac{CO_2}{O_2} > 1$, wie es namentlich häufig bei reifenden Früchten der Fall ist, so kann man meist Bildung von Fett mit gleichzeitiger Oxydation von Kohlenhydraten annehmen. Denken wir uns Zucker teils oxydiert und teils zu Fett, z. B. zu Palmitinsäure, umgebildet, so erhalten wir $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{20}{13} = 1.54$ (nach der Gleichung $6\,C_6H_{12}O_6 + 13\,O_2 = 20\,CO_2 + \underbrace{C_{16}H_{32}O_2}_{\text{Palmitinsäure}} + 20\,H_2O$). Als Beispiel lassen sich unreife Mohnfrüchte (siehe Tabelle) anführen. In anderen Fällen wird der hohe Quotient durch Oxydation von Pflanzensäuren bedingt (vergl. S. 297). Ist $\frac{CO_2}{O_2} < 1$, so handelt es sich entweder darum, dass hier besonders Fettstoffe umgesetzt werden — so bei der Keimung fettreicher Samen (vergl. Flachssamen in der Tabelle; die Oxydation der Palmitinsäure z. B.: $C_{16}H_{32}O_2 + 23\,O_2 = 16\,CO_2 + 16\,H_2O$ würde $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{16}{23} = 0{,}70$ geben) — oder es handelt sich um unvollständige Oxydation von Kohlehydraten; bilden sich z. B. Apfelsäure und Kohlensäure durch unvollständige Oxydation von Zucker ($C_6H_{12}O_6 + 3\,O_2 = 2\,CO_2 + \underbrace{C_4H_6O_5}_{\text{Apfelsäure}} + 3\,H_2O$), so erhalten wir $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{2}{3} = 0{,}67$. Überwiegt die Säurebildung, so kann die Kohlensäurebildung fast ganz zum Stillstand kommen (siehe S. 309). Der respiratorische Quotient ist, als Ausdruck verschiedener Stoffumsetzungen, von sehr vielen Faktoren abhängig und namentlich bei niederen Organismen sehr schwankend und mehrdeutig.

201. Die Intensität der Atmung wird meist nur durch Bestimmung der pro Stunde ausgeschiedenen Kohlensäure, auf das Kilogramm Pflanzenmasse berechnet, gemessen. Da indessen der respiratorische Quotient in weiten Grenzen schwanken kann, so sollte immer auch die aufgenommene Sauerstoffmenge berücksichtigt werden; Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme geben nur vereint ein zuverlässiges Mass für die Atmungsprozesse und die dabei sich äussernde Intensität der Stoffumsetzung. Die Sauerstoffaufnahme ist indessen viel schwieriger zu bestimmen als die Kohlensäureausscheidung, und in sehr vielen Fällen lässt sich schon die Grösse der Kohlensäureausscheidung als brauchbares Mass verwenden. Bei kurz dauernden Versuchen verändert sich nämlich in den meisten Fällen der respiratorische Quotient der höheren Pflanzen nicht wesentlich, selbst wenn die Pflanze recht verschiedenen Einflüssen ausgesetzt wird (vergl. jedoch S. 297).

Unter gleichen äusseren Bedingungen ist die Lebhaftigkeit der Atmung für verschiedene Arten und bei der gleichen Art für verschiedene Entwickelungsstufen verschieden. Was die Art betrifft, so gilt als Regel, dass lebhafter Atmung ein gut entwickeltes Durchlüftungssystem entspricht; so haben Pflanzen mit dicken fleischigen Blättern und Sprossachsen (z. B. Aloë, Cactus und ähnliche) gewöhnlich eine weniger intensive Atmung. Für Unterschiede nach Entwickelungsstufen gilt, dass junge, in schneller Entwickelung begriffene Pflanzenteile (junge Triebe, Blüten, junge Früchte, Keimpflanzen usw.) am kräftigsten atmen. Ältere ausgewachsene Organe atmen weniger lebhaft; am schwächsten ist die Atmung bei „ruhenden" Organen (Knollen, Rhizomen u. dergl. während der Ruheperiode).

Die folgende Tabelle gibt einige Beispiele für die Intensität der Atmung bei verschiedenen Pflanzen und Pflanzenteilen. Zum Vergleich führen wir einige Zahlen aus dem Tierreich an, welche für gewöhnliche Zimmertemperatur gelten. Hinsichtlich des respiratorischen Quotienten dürfen wir nicht vergessen, dass dieser für das Volumen der beiden Gase gilt. Da die Gasdichte (resp. Molekülzahl) der Kohlensäure sich zu der des Sauerstoffs wie 11 : 8 verhält, so muss dieses Verhältnis zwischen den Gewichtsmengen der Kohlensäure und des Sauerstoffs gleich grossen Volumina entsprechen, also $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ geben.

Ein Kilogramm lebendes Gewicht von	bei einer Temperatur von	Ausscheidung von Kohlensäure (in Milligramm) pro Stunde	Aufnahme von Sauerstoff (in Milligramm) pro Stunde	Respiratorischer Quotient $CO_2 : O_2$
Weizenpflanzen, 8 Tage alt (es wird Zucker verbraucht)	17°	378	286	0,96
Junge Mohnkapseln (es wird Fett gebildet)	20°	446	214	1,51
Flachskeimpflanzen (es wird Fett verbraucht)	17°	497	660	0,55
Blätter von Nerium, im Dunkeln gehalten	18°	226	177	0,93
Champignon (Agaricus campestris)	20°	334	439	0,55
Maiglöckchen-Rhizom in Ruhe (es wird Zucker verbraucht)	17°	33	24	1,00
Ruhende Kartoffelknollen (es wird Zucker verbraucht)	20°	7—10	5—8	ungef. 1
Sperling	—	10492	9595	
Maikäfer	—	1131	1019	
Mensch	—	535—720	460—600	
Regenwurm	—	108	101	
Frosch	—	45—81	63—105	

Diese Zahlen machen keinen Anspruch auf unbedingte Gültigkeit. Individuelle Verhältnisse beeinflussen die Atmung qualitativ und quantitativ bis zu einem gewissen Grade. Aus den Zahlen geht hervor, dass die Atmung der Pflanzen durchaus nicht immer hinter der der Tiere zurücksteht und dass der respiratorische Quotient in weiten Grenzen schwanken kann.

202. Der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Intensität der Atmung kann sehr bedeutend sein. Das gilt ganz besonders für die Temperatur und den Feuchtigkeitsgrad in der Umgebung der Pflanze, ferner für Belichtung und Luftdruck. Ausserdem wird die Atmung wesentlich durch Verletzungen beeinflusst.

a. Temperatur. Sinkt die Temperatur so tief, dass die wässrigen Lösungen in der Pflanze gefrieren, so lässt sich keine Atmung nachweisen. Das Gleiche ist der Fall bei Temperaturen von solcher Höhe, dass die Pflanze abstirbt. Innerhalb dieser Grenzen steigt die Lebhaftigkeit der Atmung mit steigender Temperatur und zwar in der Art, dass die Intensität der Atmung verhältnismässig viel schneller zunimmt als die Temperatur. Als Beispiel mag ein Versuch von Rischawi dienen, in welchem gleich grosse Mengen von Weizenkeimlingen pro Stunde

bei einer Temperatur von	5°	10°	20°	30°	40°
Milligramm Kohlensäure	33	53	125	220	376

ausschieden.

Temperaturen, welche über 40—50° hinausgehen, schaden den Pflanzen in der Regel sehr bald; die Zellen gehen nach und nach zu Grunde, und damit nimmt die Intensität der Atmung ab. Bringt man Pflanzen aus ca. 20° in einen Raum mit niederer Temperatur (0—4°), so nimmt die Intensität der Atmung sofort stark ab, steigt aber darauf wieder langsam und deutlich an. Ebenso geht die grosse Steigerung bei der Erhöhung der Temperatur meist bei ausgewachsenen Organen nach Verlauf von einigen Stunden wieder etwas zurück. Kühlt man die Pflanze zeitweilig ab und bringt sie dann wieder auf die frühere Temperatur, so wird die Atmung lebhafter. Keimpflanzen beispielsweise, welche drei Tage bei ca. 10° gehalten waren, schieden bei 20° 781 mg Kohlensäure pro Kilogramm und Stunde aus, während nicht abgekühlte Keimpflanzen nur 558 mg lieferten (Palladin). Bei Untersuchungen über den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Atmung muss also sowohl auf die Dauer der Versuche als auch auf die Bedingungen Rücksicht genommen werden, welchen die Pflanze vor dem Versuche ausgesetzt war. — Aus dem Vorhergehenden wird also verständlich, warum man Pflanzenteile, welche längere Zeit frisch und mit möglichst geringem Substanzverlust aufbewahrt werden sollen, kühl halten muss.

b. Feuchtigkeit. Sinkt der Wassergehalt eines Pflanzenteils unter eine gewisse Prozentmenge, so hört die Atmung, ebenso wie der gesamte übrige Stoffwechsel, auf oder sie steht doch beinahe stille. Der Pflanzenteil stirbt dann entweder ab oder er versinkt in einen Zustand der Untätigkeit (z. B. trockene Samen, Moospflanzen, Flechten, viele Algen, Bakterien usw.). Für die Ausübung seiner vollen Lebenstätigkeit muss das Protoplasma Wasser in bedeutender Menge enthalten. — Lufttrockenes Getreide scheidet jedoch Kohlensäure in nicht ganz geringen, und in grossen Behältern wohl nachweisbaren Mengen aus. Schon eine geringe Wasserzufuhr verstärkt die Atmung in hohem Masse und bietet gleichzeitig günstigere Bedingungen für die Entwickelung von Schimmelpilzen; Getreide und Sämereien müssen also trocken aufbewahrt werden.

Ist die Feuchtigkeit der Erde so gross, dass die Erdluft verdrängt wird, so können an den Wurzeln ernste Krankheiten auftreten. Über Sumpfpflanzen siehe S. 291.

c. Die Belichtung besitzt keine grosse direkte Bedeutung für die Atmung; einige Forscher geben an, dass die Pilze in der Regel im Licht schwächer atmen als in der Dunkelheit (Bonnier, Elfving), andere behaupten das Gegenteil (Kolkwitz). Keimpflanzen atmen in kohlensäurefreier Luft lebhafter im Lichte als in der Dunkelheit (Godlewsky). Über die Wirkungen des Lichtes auf grüne Pflanzen in kohlensäurehaltiger Luft siehe Kap. 34.

d. Einfluss der Luft. Trockene atmosphärische Luft besteht aus ca. 21 % Sauerstoff, gegen 79 % Stickstoff, einschliesslich Argon usw., sowie 0,03 % Kohlensäure. Der freie Stickstoff beeinflusst die Atmung nicht; Luft, welche an Stelle des Stickstoffs z. B. Wasserstoff oder eine andere unschädliche Gasart enthält, verhält sich der Atmung gegenüber ganz

wie gewöhnliche atmosphärische Luft, in welcher der Sauerstoff durch Stickstoff verdünnt ist. Selbst wenn der Sauerstoff noch weiter verdünnt wird, sogar so weit, dass er nur wenige Prozente des ganzen Luftvolumens ausmacht, wird die Atmung in der Regel nicht beeinflusst, wenn nur die Luftzufuhr eine genügende ist. Reiner Sauerstoff oder sehr sauerstoffreiche Luft wirkt nach einiger Zeit tödlich auf die Pflanzen, wiewohl die Intensität der Atmung kaum zunimmt. Dass die Atmung im Gegensatz zur Verbrennung im allgemeinen in reinem Sauerstoff nicht beschleunigt wird, zeigt, dass die Vorgänge in der Pflanze, welche ihren Ausdruck in der Atmung finden, nicht als direkte, einfache Oxydationen der Pflanzenstoffe aufgefasst werden dürfen. Gewisse Bakterien nehmen verhältnismässig viel Sauerstoff auf und binden ihn in der einen oder andern Weise locker, so dass sie sich einen Sauerstoffvorrat schaffen, welchen sie ausnützen können, wenn die Sauerstoffzufuhr aufhört (Ewart). Über Atmung im sauerstofffreien Raum siehe § 203.

Der geringe prozentuale Gehalt der atmosphärischen Luft an Kohlensäure hat keinen Einfluss auf die Atmung. Steigt indessen die Kohlensäuremenge über einige wenige Prozente, z. B. wenn die Pflanzen im geschlossenen Raume stehen (grüne Pflanzen müssen gleichzeitig dunkel gehalten werden, vergl. weiter unten), so nimmt die Intensität der Atmung ab und auch der respiratorische Quotient wird oft verändert.

Die oben gemachten Angaben über den Einfluss der Zusammensetzung der Luft gelten für gewöhnlichen Luftdruck. P. Bert hat nachgewiesen, was sich später immer wieder bestätigt hat, dass (in kohlensäurefreier Luft) die Partiärpressung des Sauerstoffs den Einfluss der Luft bestimmt. So wirkt reiner Sauerstoff von ca. $^1/_5$ Atmosphären Druck ganz wie gewöhnliche Luft von normalem Druck; und gewöhnliche, zu fünf Atmosphären Druck comprimierte Luft wirkt wie reiner Sauerstoff von normalem Druck. Auch die Einwirkung der Kohlensäure wie überhaupt aller Gase und Dämpfe wird durch die betreffende Partiärpressung bestimmt.

e. Beschädigungen der Pflanzen. Schneidet man junge Zweige, Blätter (im Dunkeln), junge im Wachstum begriffene Wurzeln und andere an Reservestoffen nicht besonders reiche Organe von der Mutterpflanze ab, so zeigt es sich oft, dass ihre Atmung ziemlich schnell abnimmt, lange bevor sie im übrigen Schaden genommen haben. Wie es scheint, hängt diese Tatsache mit dem Mangel an Nahrungszufuhr zusammen. Aber auch die Beschädigungen als solche können grossen Einfluss ausüben. Schnittwunden, Zerstörung von Hautgewebe und andere Eingriffe führen besonders bei fleischigen, an Reservestoffen reichen Organen eine bedeutende Erhöhung der Atmungsintensität mit sich, welche jedoch nach erfolgter Heilung der Wunden wieder auf die normale Höhe herabsinkt. Gesunde Kartoffelknollen z. B. wurden in vier Stücke zerschnitten; am Tage vor der Beschädigung hatten sie 7 mg Kohlensäure ausgeschieden, am ersten Tage nach dem Zerschneiden aber gaben sie 63 mg, am zweiten Tage 46 mg, am vierten Tage 10 mg und am sechsten Tage 7 mg Kohlensäure ab, alles pro Kilogramm und

Stunde (Richards). Man hat daraus schliessen wollen, dass diese von einer lebhaften Wärmeentwicklung begleitete Atmungssteigerung mit dem erleichterten Zutritt der Luft zu den entblössten Geweben zusammenhängt. Das ist indessen nicht richtig, denn luftdichtes Zukitten der Wundränder verhindert nicht dieses sogenannte „Wundfieber" (Böhm), welches offenbar mit der lebhaften Bildung von Wundkork u. dergl. zusammenhängt (vergl. S. 221). Durch mittelstarke Ätherdosen lassen sich denn auch sowohl diese Tätigkeit als der Stoffumsatz in den verwundeten Organen herabstimmen (Johannsen).

203. Leben ohne freien Sauerstoff. Intramolekulare Atmung. Aërobe und anaërobe Organismen. Wenn eine Pflanze der Einwirkung des Sauerstoffs entzogen wird, etwa dadurch, dass man sie in einen luftleeren Raum, unter ausgekochtes Wasser oder in eine Atmosphäre von Wasserstoff oder Stickstoff bringt, so kann sie keinen freien Sauerstoff aufnehmen; eine normale Atmung ist also unmöglich. Trotzdem fährt die Pflanze unter solchen Verhältnissen, jedenfalls eine Zeit hindurch, mit der Kohlensäureausscheidung fort. Die Kohlensäurebildung bei der Umsetzung der Pflanzenstoffe ohne die Mitwirkung von freiem Sauerstoff lässt sich nur denken, wenn gleichzeitig mit der Kohlensäure, welche ja sauerstoffreicher ist als die Pflanzenstoffe, Verbindungen entstehen, welche weniger Sauerstoff enthalten als diese. Bei den höheren Pflanzen, bei vielen Pilzen und anderen niederen Pflanzen entsteht bei Sauerstoffmangel ausser Kohlensäure namentlich Alkohol als solche sauerstoffarme Verbindung. Es ist wohl ausschliesslich der Zucker, welcher in den höheren Pflanzen dieser Umbildung unterliegt; sie lässt sich durch das folgende Schema veranschaulichen: $C_6H_{12}O_6 = 2\ CO_2 + 2\ C_2H_5OH$. Kohlensäure und Alkohol entstehen hier durch einen Spaltungsprozess. Nach und nach nimmt die Bildung von Alkohol und Kohlensäure ab; endlich geht die Pflanze zu Grunde und es treten bei Gegenwart von Mikroorganismen Zersetzungsprozesse ein. Je ärmer eine Pflanze oder ein Pflanzenteil an Zucker (oder an Kohlehydraten, welche leicht in Zucker übergeführt werden) ist, um so weniger Kohlensäure und Alkohol wird bei Mangel an freiem Sauerstoff gebildet und um so weniger widerstandsfähig ist die Pflanze, wie es scheint, gegenüber Sauerstoffmangel. Bei vielen Pilzen tritt dieses eigentümliche Verhalten der Zuckerarten ausserordentlich deutlich hervor; so sterben beispielsweise gewisse Schimmelpilze bei Sauerstoffmangel sehr schnell ab, wenn sie nicht in einer zuckerhaltigen Nährlösung leben (Diakonow u. a.). Auch bei Tieren, z. B. bei Fröschen usw., hat man Kohlensäureentwickelung im sauerstofffreien Raume nachgewiesen; solche Tiere können verhältnismässig lange ohne Sauerstoff leben, während warmblütige Tiere schnell an Sauerstoffmangel zu Grunde gehen. Diese Kohlensäurebildung ohne Sauerstoffaufnahme nennen wir Selbstgärung oder intramolekulare Atmung. In massigen Pflanzengeweben mit unvollkommener Durchlüftung, z. B. in saftigen Früchten in den letzten Stadien der Reifung, wo die gelatinös umgebildeten Zellwände (Pektinstoffe) die Zufuhr der Luft zu den inneren

Teilen hemmen, lässt sich ganz allgemein eine schwache Alkoholbildung beobachten; doch können hier oft auch Mikroorganismen im Spiele sein.

Die Kohlensäuremenge, welche bei Sauerstoffmangel ausgeschieden wird, ist bei den höheren Pflanzen meist bedeutend geringer als normal, besonders bei fettreichen Pflanzen. So schieden aus:

ganz junge Keimpflanzen	des weissen Senfs	18 %
„ „ „	der gelben Lupine	24 %
„ „ „	des Weizens . .	50 %
„ „ „	der Pferdebohne .	103 %
eingeweichte Keimblätter	„ „ .	150 %

} der unter normalen Verhältnissen bei gleicher Temperatur ausgeschiedenen Kohlensäuremenge. (Wilson, Diakonow u. a.)

Da ein Molekül Zucker, wie die oben gegebene chemische Gleichung zeigt, bei der Selbstgärung nur 2 Moleküle Kohlensäure liefert, während bei vollständiger Oxydation 6 Moleküle gebildet werden (vergl. S. 284), so entspricht die bei Sauerstoffmangel gebildete Kohlensäuremenge einer dreimal so grossen Kohlensäureproduktion bei normaler Atmung. Die oben gegebenen Beispiele weisen also in den meisten Fällen auf einen vermehrten Stoffumsatz hin, wenn der Sauerstoff keinen Zutritt hat. Die Alkoholmenge, welche bei Sauerstoffmangel gebildet wird, kann ziemlich bedeutend sein, z. B. bei Erbsenkeimpflanzen auf 5 % des Trockengewichtes, in Früchten auf 2—3 %, in Blättern usw. auf 0,5—1 % steigen. In denjenigen Fällen, in welchen man das Verhältnis zwischen der Alkohol- und Kohlensäuremenge untersucht hat, stimmt das Ergebnis ganz gut mit der oben gegebenen Gleichung; hierdurch wird die Annahme gestützt, dass die Selbstgärung einen verhältnismässig einfachen Spaltungsprozess darstellt. Wahrscheinlich ist dieser Vorgang mit der gewöhnlichen Alkoholgärung identisch (vergl. Kap. 38).

Wenn der Pflanze zur vollen Durchführung der normalen Atmung nicht genügend Sauerstoff zur Verfügung steht, so geht neben der herabgesetzten normalen Atmung intramolekulare Atmung einher; der respiratorische Quotient erfährt sofort eine starke Erhöhung, da die intramolekulare Atmung für sich ja $\frac{CO_2}{O_2} = \infty$ ergibt. Hinsichtlich des Zeitraumes, in welchem die Pflanzen ohne Zutritt von Sauerstoff leben können, bestehen grosse Unterschiede; je zuckerreicher die höheren Pflanzen sind, um so länger können sie den Sauerstoffmangel aushalten. Mit steigender Temperatur wächst ja die Intensität des Stoffumsatzes, somit auch die intramolekulare Atmung, und um so schneller geht auch die Pflanze durch Sauerstoffmangel zu Grunde; so sterben Maiskeimlinge bei 40° nach 12 Stunden Aufenhalt im sauerstofffreien Raum, bei 18° erst nach 24 Stunden, und bei niedereren Temperaturen konnten sie noch viel länger am Leben erhalten werden. Über das Aufhören der Bewegungen und der Wachstumsprozesse bei Sauerstoffmangel siehe 7. Abschnitt.

Aërobionten und Anaërobionten. Organismen, welche freien Sauerstoff zu ihrer normalen vollen Lebenstätigkeit bedürfen, nennen wir aërobe Organismen oder Aërobionten (von ἀήρ Luft und βίος Leben). Hierher gehört neben zahlreichen Bakterien die ganz überwiegende Zahl der Organismen, und die Auffassung, dass freier Sauerstoff für alles Leben notwendig sei, wurde als Dogma angesehen, bis Pasteur 1861 nachwies, dass bestimmte Bakterien (Buttersäurebazillen) nicht nur ohne freien Sauerstoff gedeihen können, sondern sogar zu Grunde gehen, wenn Sauerstoff in

nennenswerten Mengen ihnen zugeführt wird. Es hat sich später herausgestellt, dass sich eine ziemlich bedeutende Anzahl von Bakterienarten ähnlich verhält; vor allem gibt es zahlreiche (in der Erde und im Dünger lebende sowie parasitische und andere) Formen, welche ebensogut ohne Sauerstoff als unter Sauerstoffzutritt leben. Alle derartigen Organismen nennen wir anaërob oder Anaërobionten (ἀ privativum; ἀήρ, βίος). Die erstgenannten, welche Sauerstoff nicht vertragen können, werden genauer als obligate (unbedingte) Anaërobionten bezeichnet, während die Mikroorganismen, welche je nach Umständen mit oder ohne Sauerstoff leben, fakultative (gelegentliche) Anaërobionten heissen. Zu diesen gehören ausser zahlreichen Bakterien viele Gärungspilze, gewisse Schimmelpilze usw. Gewöhnlich ist indessen das Leben ohne Sauerstoff an besondere Nährstoffe, besonders an reduzierbare Körper, z. B. Zuckerarten u. dergl., gebunden; hierin liegt ein Übergang zwischen den Stoffumsetzungen der fakultativen Anaërobionten und der intramolekularen Atmung der höheren Pflanzen. In allen Fällen, in denen Lebensäusserungen ohne Sauerstoff vor sich gehen, ist „Atmung" in der eigentlichen Bedeutung des Wortes ausgeschlossen; dafür spielen sich aber sehr oft weitgehende Spaltungsprozesse ab, durch welche gleichzeitig sauerstoffarme und sauerstoffreiche Produkte gebildet werden. Näheres hierüber im Kap. 38. — Über Versuche zur Gewöhnung von Anaërobionten an Sauerstoff siehe Kap. 41; hier soll bloss hervorgehoben werden, dass der Übergang zwischen den obligaten Aërobionten, also Organismen, welche absolut Sauerstoff verlangen, und den obligaten Anaërobionten in Wirklichkeit nur ein gradueller ist. Für alle lebenden Wesen ist der Sauerstoff giftig, sobald er mit einer Partiärpressung geboten wird, welche gewisse Grenzen überschreitet. Während aber die Grenze für obligate Anaërobionten sehr niedrig liegt, ist sie gewöhnlich ziemlich hoch für die Aërobionten. Doch kennen wir aërobe Mikroorganismen, z. B. gewisse Schwefelbakterien, welche nur Sauerstoff von ziemlich niedriger Partiärpressung vertragen. Während ein Tier, als Ganzes gesehen, aërob ist, so lebt doch ein Teil der Gewebe der inneren Organe anaërob.

204. Organe für die Atmung in dem Sinne, dass die Oxydationsprozesse besonders in ihnen vor sich gehen müssten, besitzt die Pflanze nicht; jede lebende Zelle atmet. Die Landpflanzen haben im allgemeinen keine besonderen Organe für die Sauerstoffaufnahme. Dieses Gas diffundiert durch die Gewebe mit Hilfe der Intercellularräume (Spaltöffnungen, Lenticellen), welche indessen z. B. in Bildungsgeweben fehlen können, wo doch lebhafte Atmung vor sich geht. Die Spaltöffnungen dienen dagegen besonders der Kohlensäureassimilation, welche auf dieses Hilfsmittel angewiesen ist, da die Kohlensäure in der Luft in weit geringerer Menge vorhanden ist als der Sauerstoff (vergl. S. 287). In Wasser- und Sumpfpflanzen haben die grossen Intercellularräume offenbar hauptsächlich für die Atmung Bedeutung. Sie schaffen atmosphärische Luft selbst bis zu den fernsten im Schlamm vergrabenen Wurzelspitzen herab (vergl. S. 203). Gewisse Sumpfpflanzen, wie die Sumpfcypresse (Taxodium) und besonders einige in den Mangrovesümpfen wachsende Pflanzen (Avicennia, Laguncularia, Sonneratia) sind mit eigentümlichen, senkrecht aus dem sauerstoffarmen Schlamm und dem Wasser emporwachsenden Atemwurzeln (Pneumato-

phoren) ausgestattet, welche mit Hilfe von grossen Poren (Pneumathoden) und einem reich entwickelten Intercellularsystem atmosphärische Luft zu den übrigen Wurzeln herunterschaffen.

205. Der Stoffumsatz durch Atmung. Enzyme. Stoffabbau. Die Kohlensäurebildung bei der Atmung kann natürlich nur auf Kosten von organischem Stoff vor sich gehen, dessen Menge daher während des Prozesses abnimmt; das gilt besonders für Kohlehydrate und Fette. Ausser Kohlensäure wird stets auch Wasser gebildet; dabei wird Wärme frei. So weit gleicht also der Stoffumsatz bei der Atmung einer Verbrennung von organischen Stoffen; verbrennt man Fette, Kohlehydrate u. dergl., so entsteht bekanntlich Kohlensäure und Wasser unter Wärmebildung. Die Oxydationsvorgänge, welche mit der Atmung zusammenhängen, spielen sich indessen in ganz anderer Weise ab als der Verbrennungsprozess. Das geht schon daraus hervor, dass die Oxydationsvorgänge bei den lebenden Wesen nicht vollständig zu Ende geführt werden; neben Kohlensäure und Wasser entsteht eine grössere oder kleinere Menge von Stoffen, z. B. Oxalsäure, Apfelsäure u. dergl., welche wir als die unvollständigen Oxydationsprodukte anderer Pflanzenstoffe betrachten können und welche wohl hauptsächlich von der unvollkommenen Oxydation der Kohlehydrate herstammen. Ferner spricht für die Eigenart der Atmung die Tatsache, dass selbst reiner Sauerstoff die Intensität der Atmung kaum nennenswert beeinflusst (§ 202 *d*), während sauerstoffreiche Luft gewöhnliche Verbrennungen in hohem Masse beschleunigt. Auch der Umstand, dass die Pflanzenstoffe, welche durch Atmung oxydiert werden, in der toten Pflanze oder bei blossem Liegen an der Luft nicht oxydiert werden, beweist, dass die Atmung sich nicht als einfache Oxydation auffassen lässt. Es gehen in der Pflanze offenbar Umwandlungen von Kohlehydraten, Fett u. dergl. in der Art vor sich, dass aus diesen Stoffen, welche der Sauerstoff der Luft an und für sich nicht wesentlich angreift, Produkte gebildet werden, welche der Oxydation durch den gewöhnlichen molekularen Sauerstoff leicht ausgesetzt sind. Die Annahme, dass der Sauerstoff in den Pflanzenzellen „aktiviert“ wird und daher Pflanzenstoffe wie die obengenannten oxydieren kann, ist dagegen kaum richtig, denn es finden sich in der Zelle mancherlei Stoffe oder es lassen sich solche in die Zelle einführen, welche bei Gegenwart von Ozon, Wasserstoffsuperoxyd und ähnlichen aktiv oxydierenden Stoffen nicht existieren könnten (vergl. S. 150).

Es ist nun wahrscheinlich, dass die Pflanzenstoffe einer Reihe von verschiedenen Spaltungsprozessen unterliegen, deren Produkte durch fortgesetzte Spaltung unter Mitwirkung des Sauerstoffs endlich zu Kohlensäure, Wasser und ähnlichen sauerstoffreichen Verbindungen umgewandelt werden. Schon in § 203 sahen wir, dass Zucker ohne Sauerstoffzutritt in den Zellen zu Kohlensäure und Alkohol gespalten werden kann, und dieser letztere Körper wird, sobald er wieder in Berührung mit Sauerstoff kommt, wenigstens zum Teil zu Kohlensäure und Wasser oxydiert. Da die Selbstgärung bei Sauerstoffmangel augenblicklich eintritt, so müssen wir annehmen,

dass die Faktoren, welche diesen Prozess einleiten, jederzeit in den betreffenden Zellen gegeben sind. Es lässt sich darnach vermuten, dass durch diese Faktoren auch normalerweise Spaltungen hervorgebracht werden können, deren ganzer Verlauf jedoch bei Gegenwart von Sauerstoff ein anderer wird als bei Sauerstoffmangel. Die Faktoren, mit deren Hilfe die Pflanzenzelle solche und eine Reihe von anderen Spaltungsprozessen bewerkstelligt, sind die sogenannten Enzyme.

Enzyme (Fermente oder Diastasen) sind Stoffe, deren chemische Natur wir nicht genauer kennen; sie enthalten, wie es scheint, Stickstoff, und man betrachtet sie daher oft als verwandt mit den Eiweissstoffen. Sie werden von der lebenden Zelle gebildet und zeichnen sich ganz besonders durch ihre im Verhältnis zur Gewichtsmenge ausserordentlich intensiven Wirkungen aus. Die Mehrzahl der Enzyme spaltet höher zusammengesetzte Körper in einfacher zusammengesetzte unter Wasserzutritt; sie besitzen also für die betreffenden Körper hydrolysierende Wirkung (vergl. S. 146). Hierher gehören die zahlreichen zuckerbildenden Enzyme, welche Polysaccharide, Disaccharide, Glykoside u. dergl. (siehe § 206) spalten, ferner die fettspaltenden und die proteolytischen Enzyme, welch letztere Eiweissstoffe spalten (§ 207). Eine Reihe von Enzymen, welche unter dem Namen Oxydationsenzyme (Oxydasen) zusammengefasst werden, kommen ebenfalls im ganzen Pflanzenreiche vor; sie übertragen den Sauerstoff der Luft auf gewisse Pflanzenstoffe, die Gerbstoffe und andere aromatische Verbindungen u. dergl., welche dadurch oxydiert werden; indessen greifen die Oxydasen die Stoffe (Kohlehydrate, Fette), welche bei der Atmung vorzugsweise oxydiert werden, ausserhalb der Organismen nicht direkt an. — Die braune Farbe, welche so viele rohe Pflanzensäfte, wie Kartoffelwasser und der Saft vieler Äpfel an der Luft annehmen, beruht ebenso wie der bekannte Farbenumschlag von Gelb zu Blau, den wir an den Schnitt- oder Bruchflächen mancher Pilze (Boletusarten) beobachten, auf der Wirkung der Oxydasen. Von der eigentlichen Bedeutung der Oxydasen im Leben der Pflanze besitzen wir noch keine sichere Kenntnis.

Neben einigen anderen Enzymen mit besonderen Wirkungen, wie z. B. der Coagulation von Eiweiss (Labferment u. a.), mögen hier noch die weiter zersetzenden Enzyme angeführt werden, welche ohne Wasserbindung verschiedene Stoffe zu spalten vermögen. Hierher gehört die Zymase, welche aus Hefe dargestellt wird und Traubenzucker zu Kohlensäure und Alkohol nach ganz dem gleichen Schema spaltet, durch welches sich die Selbstgärung veranschaulichen lässt (S. 290). Es ist daher höchst wahrscheinlich geworden, dass auch die Selbstgärung auf der Gegenwart einer Zymase oder eines ähnlichen Enzyms beruht, welches also im Pflanzenreiche sehr verbreitet zu sein scheint. Die weitgehenden Umbildungen, welche manche Gärungsprozesse auszeichnen, mögen sehr häufig zersetzenden Enzymen bei den betreffenden Mikroorganismen zuzuschreiben sein (Kap. 38).

Die Enzyme lassen sich in vielen Fällen aus den Pflanzenzellen ausziehen, wenn sie in Wasser, Glycerin usw. löslich sind; an solchen Auszügen hat man die Gesetze für die Wirkungen der Enzyme näher stndieren können. Kleine Enzymmengen sind imstande, sehr bedeutende Mengen der Stoffe, auf welche sie einwirken, umzubilden. Es gilt ferner als allgemeine Regel, dass die Wirkung des Enzyms mit

steigender Temperatur immer lebhafter wird; doch geht diese Steigerung nur bis zu einem gewissen Wärmegrad, welcher im übrigen für verschiedene Enzyme sehr verschieden hoch liegt. Diese Optimaltemperatur ist oft, besonders für die zuckerbildenden Enzyme, höher als die Temperatur, bei welcher die betreffenden Pflanzen absterben. Temperatursteigerung über das Optimum für die Enzyme hinaus hat eine schnelle Abnahme der Wirksamkeit zur Folge, und das Enzym wird bald zerstört. Auch die Salze der Schwermetalle vernichten die Enzyme, welche im übrigen in sehr verschiedenem Grade gegenüber der Einwirkung fremder Körper empfindlich sind. Im allgemeinen scheint zu gelten, dass die Anhäufung von Produkten der Enzymwirkung den weiteren Verlauf des betreffenden Prozesses hemmt; viele enzymatische Vorgänge sind reziproke Reaktionen (vergl. hierüber Kap. 41). In den vielen Fällen, in denen Enzyme von den Zellen (z. B. von den verschiedensten Mikroorganismen) oder von ganzen Organen (z. B. von der jungen Wurzel keimender Grassamen u. a.) ausgeschieden werden, lässt sich die Gegenwart der Enzyme leicht nachweisen, ebenso in denjenigen Fällen, in denen man die Enzyme im Auszug darstellen kann. Häufig aber lassen sich die Enzyme nicht aus den Zellen ausziehen, können dann jedoch im ausgepressten Saft (z. B. die Zymase) oder daran nachgewiesen werden, dass mechanisch zerstörte Zellen oder Gewebe selbst dann noch Enzymwirkung besitzen, wenn sie durch gewisse Gifte, wie Chloroform u. dergl., getötet waren. Es hat sich in den letzten Jahren mehr und mehr herausgestellt, dass die Enzyme im Stoffwechsel der Organismen eine ausserordentlich grosse Rolle spielen. Die lebenden Zellen produzieren je nach Verschiedenheit der äusseren Bedingungen verschiedene Enzyme, und in Wirklichkeit gibt es auch eine unübersehbar grosse Anzahl verschiedenartiger Enzyme, von denen jedes nur auf ganz bestimmte Körper wirkt. E. Fischer hat treffend gesagt, dass die Enzyme eine gewisse Übereinstimmung mit den Stoffen besitzen müssen, welche sie speziell zu spalten imstande sind. Das Enzym wird bildlich mit einem „Schlüssel" verglichen, welcher zu einem bestimmten zusammengesetzten Körper passt. Mit dieser weitgehenden Spezialisierung weichen die Enzyme von allgemein wirkenden Reagentien, wie verdünnten Säuren oder Alkalien usw., ab, welche, wie übrigens auch einige Enzyme, auf ganze Gruppen von Körpern einwirken. Während sozusagen jedes Polysaccharid und Glykosid sein besonderes Enzym hat, werden alle diese Körper durch heisse verdünnte Säure gespalten. Ferner muss betont werden, dass die von den Enzymen in den Zellen oder deren Umgebung hervorgebrachten energischen Wirkungen uns sonst nur von Reagentien bekannt sind, welche den Tod der Zellen bedingen würden.

Stoffabbau (Dissimilation). Alle hier erwähnten Umbildungen, bei welchen also Stoffe, sei es durch Oxydation, durch Hydrolyse oder weitergehende Spaltungen, zerlegt werden, gehören zu den sog. Abbauprozessen des Stoffwechsels. Beim Stoffabbau oder der Dissimilation werden gewöhnlich höher zusammengesetzte organische Körper zu einfacher zusammengesetzten umgewandelt; genauer können indes die Abbauprozesse dadurch charakterisiert werden, dass in ihrem Verlaufe Wärme oder andere Energieformen frei werden. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung kommen wir in Kap. 41 zurück. Hier sollen bloss die Stoffumsetzungen selbst mit besonderer Berücksichtigung der höheren Pflanzen etwas näher behandelt werden.

Da die Atmung unausgesetzt andauert, so lange die Pflanze am Leben ist, so muss auch notwendigerweise der Stoffabbau unausgesetzt vor sich gehen. Die grünen Pflanzen assimilieren im Lichte Kohlensäure, und diese Assimilation kann den Stoffabbau vollkommen verdecken; will man also den Abbau solcher Pflanzen untersuchen, muss man die Pflanzen

entweder im Dunkeln halten oder ihre Kohlensäureassimilation auf andere Weise verhindern (S. 308). Am leichtesten lässt sich der Stoffabbau bei jungen, noch nicht ergrünten oder im Dunkeln gehaltenen Keimpflanzen beobachten, deren Stoffumsatz sehr lebhaft ist.

206. Der Abbau der stickstofffreien Pflanzenstoffe äussert sich besonders durch einen sehr bedeutenden Stoffverlust; die Kohlensäure und das Wasser stammen wohl hauptsächlich von den stickstofffreien Körpern oder Atomkomplexen. Als Beispiel für den Abbau derartiger Körper mag eine Übersicht über die Stoffumsetzungen bei Keimpflanzen des Kürbis dienen. Die Differenz zwischen der Zusammensetzung der vierzehn Tage alten, im Dunkel gehaltenen Keimpflanzen und der entsprechenden Gewichtsmenge geschälter Samen erscheint auf untenstehender Tabelle, berechnet auf 100 g Trockensubstanz bei ungekeimten Samen (Laskowsky).

Es waren enthalten	in ungekeimten Samen g	in den Keimpflanzen g	Differenz
Trockensubstanz (vergl. S. 143) im ganzen .	100,0	94,6	— 5,4
Fett	54,5	31,7	— 22,8
Cellulose u. dergl.	0,9	3,3	+ 2,4
Zucker und Stärke	0	3,2	+ 3,2
Andere Kohlehydrate und nicht bestimmte Körper	5,3	17,1	+ 11,8
Stickstoffhaltige Körper	36,3	36,3	kein Verlust an Stickstoff oder Aschenbestandteilen
Aschenbestandteile	3,0	3,0	

Alle derartigen Untersuchungen zeigen, dass ein bedeutender Teil der Vorräte (hier Fett) im Verlaufe der Keimung verschwindet. Es entsteht wohl Cellulose usw. in den heranwachsenden jungen Organen, aber alle diese Bildungen zusammengenommen entsprechen doch nicht entfernt dem Stoffverlust (in diesem Falle Fettverbrauch). Der wirkliche Verlust (ausgedrückt durch Kohlenstoffverlust) erscheint immer am klarsten in Elementaranalysen. In dem hier als Beispiel gewählten Fall erhielt man das folgende Resultat, aus welchem hervorgeht, dass der Verlust grösser ist, als man aus dem Trockenstoffverlust alleine schliessen sollte (siehe Tabelle auf S. 296).

Die verlorenen Mengen Kohlenstoff und Wasserstoff sind als Kohlensäure resp. Wasser entwichen, der vermehrte Sauerstoffgehalt erscheint in Gestalt von Körpern (Kohlehydraten usw.), welche an Sauerstoff reicher sind als das Fett.

	Asche g	Stickstoff g	Kohlenstoff g	Wasserstoff g	Sauerstoff g
Die 100 g Trockensubstanz der ungekeimten Samen bestanden aus	3,0	5,8	60,5	8,8	21,6
Die 94,6 g Trockensubstanz der Keimpflanzen bestanden aus	3,0	5,8	51,5	7,8	26,3
Differenz	0	0	— 9,0	— 1,0	+ 4,7

Zu weiterer Illustration dient die folgende Berechnung auf Grund der letztangeführten Zahlen. 9 g Kohlenstoff und 1 g Wasserstoff brauchen zur Bildung von Kohlensäure und Wasser 24 resp. 8 g Sauerstoff, im ganzen 32 g. Nach dem gefundenen Zuwachs an Sauerstoffgehalt, 4,7 g, müssen im ganzen 36,7 g Sauerstoff aufgenommen worden sein, während aus den 9 g Kohlenstoff 33 g Kohlensäure entstanden sind. Mittels der Molekülzahl des Sauerstoffs und der Kohlensäure (vergl. S. 286) lässt sich nun leicht ein respiratorischer Quotient $\frac{CO_2}{O_2} = \frac{33}{36,7} : \frac{11}{8} = 0,65$ berechnen, welcher hier also der gesamten Versuchszeit, nicht einer einzelnen Phase, entspricht (vergl. Flachskeimlinge in der Tabelle auf S. 286).

Bei der Untersuchung des Stoffwechsels stärkeführender Samen im Verlaufe der Keimung erhält man ähnliche Stoffverluste, nur verschwindet hier vor allem die Stärke, und eine Sauerstoffbindung wie die in der letzten Tabelle erscheinende findet nicht statt. — Der Stoffverlust ist das Resultat des gesamten Stoffabbaus, hauptsächlich aber der Oxydation. (Über das Verhältnis zwischen Stoffverlust bei der Atmung und Stoffproduktion bei der Kohlensäureassimilation siehe § 216.)

Bei der Keimung sollen die im Samen aufgespeicherten Vorräte in Verwendung kommen; die betreffenden Stoffe müssen dazu gewöhnlich erst durch Hydrolyse löslich gemacht werden. In den stärkehaltigen Samen wird die Stärke bei der Keimung durch zuckerbildende Enzyme, besonders durch Stärke-Diastase (Amylase), hydrolysiert. Dieses Enzym kennen wir genauer von der keimenden Gerste (Malz), in welcher es zuerst gefunden wurde; es löst Stärke unter Bildung von Maltose und Dextrinen, welche später weiter gespalten werden. In Wirklichkeit gibt es mehrere Stärkeenzyme, und zwar zum mindesten eines, welches im wesentlichen die Lösung der Stärke unter Spaltung zu weniger zusammengesetzten Polysacchariden einleitet, und ein anderes, welches diese unter Zuckerbildung weiterspaltet. Ja es treten, genau genommen, ganze Reihen von zuckerbildenden Enzymen in keimenden Samen auf, etwas verschieden, je nach den umzubildenden Stoffen; bald scheidet der Embryo die Enzyme aus, bald treten sie im Innern der Zellen, sowohl im Keim als im Sameneiweiss (wo ein solches vorhanden ist) auf. Zu solchen ganz allgemein vorkommenden Enzymen gehören die Invertase und die Maltase, welche Rohrzucker resp. Maltose (vergl. S. 145) hydrolysieren. Reihen wir an diese die obengenannte Zymase an, so sehen wir, dass der Abbau der Kohlehydrate durch eine Reihe von Hydrolysen und Spaltungen bewerkstelligt wird, zu welchen dann

in letzter Linie noch Oxydationsvorgänge von bislang unbekannter Art kommen. Bei unvollständiger Oxydation von Kohlehydraten entstehen Oxalsäure und andere Pflanzensäuren, welche indessen auch aus der Umbildung von Eiweissstoffen hervorgehen können (§ 207). Überhaupt lassen sich die Abbauvorgänge der stickstofffreien Körper durchaus nicht scharf von denjenigen der stickstoffhaltigen Körper trennen.

Soll Fett aus den Reservestoffen verbraucht werden, so geschieht dies mit Hilfe von fettspaltenden Enzymen, sog. Lipasen, welche die Fette zu freien Fettsäuren und Glycerin hydrolysieren; diese Körper werden dann weiter, zum Teil zu Kohlehydraten, umgebildet. Lipasen sind in ausserordentlich viel Samen nachgewiesen worden; sie sind unzweifelhaft die Ursache, dass die Pflanzenfette sich so oft durch ihren Gehalt an freier Säure auszeichnen (§ 169).

Die Pflanzensäuren, welche vorwiegend durch unvollständige Oxydation entstehen, werden in vielen Fällen, z. B. bei der Reifung saftiger Früchte, zu Kohlensäure und Wasser weiter oxydiert (vergl. auch S. 309). Diese Oxydation geht um so leichter vor sich, je höher die Temperatur steigt. Der respiratorische Quotient solcher Früchte steigt daher mit der Höhe der Temperatur und sinkt bei Abkühlung, da in diesem Falle verhältnismässig mehr Zucker oxydiert wird. Das gleiche hat sich auch in Versuchen mit Schimmelpilzen herausgestellt, welche man in Zuckerlösungen mit verschiedenen Pflanzensäuren wachsen liess; man hat dabei beobachtet, dass Apfelsäure bei viel tieferer Temperatur als Zitronen- und Weinsäure oxydiert wird (Gerber). Es liegt hierin ein Fingerzeig zum leichteren Verständnis für die Tatsache, dass Äpfel und Birnen in nördlichen Ländern leichter süss werden als Trauben und andere aus dem Süden stammende Früchte.

207. Der Abbau stickstoffhaltiger Körper führt bei den höheren Pflanzen, wie auch aus der Tabelle auf S. 295 hervorgeht, keinen nachweisbaren Stickstoffverlust mit sich, und doch unterliegen die Eiweissstoffe weitgehenden Spaltungen. Bei der Spaltung dieser Körper ausserhalb des Organismus (z. B. durch proteolytische Enzyme oder durch Mineralsäuren) werden, wie wir S. 146 gesehen haben, eine Reihe von Amidokörpern der Fettreihe (Asparagin und Glutamin resp. die entsprechenden Säuren, Asparaginsäure und Glutaminsäure, sowie Leucin), ferner einige Amidokörper der aromatischen Reihe, z. B. Tyrosin, gebildet; dazu kommen gewisse stickstoffhaltige Basen. Ausserdem treten schwefelhaltige Stoffgruppen sowie eine Anzahl von Körpern (Oxalsäure usw.) auf, welche darauf hinweisen, dass jedenfalls mehrere Eiweissstoffe im Molekül eine „Kohlehydratgruppe“ enthalten. Wir müssen annehmen, dass der Eiweissabbau in der Pflanze stets mit Hilfe von proteolytischen Enzymen eingeleitet wird, selbst wenn es nicht immer geglückt ist, diese Enzyme durch Auszug aus den Organen zu isolieren. Von diesen Enzymen spielen vor allem die tryptischen und die peptonisierenden die Hauptrolle in den Pflanzen; von ganz besonderer Wichtigkeit sind dabei die erstgenannten, da sie die Fähigkeit besitzen, die eben erwähnten weitergehenden Spaltungsprozesse durchzuführen. Im Verlaufe der fortgesetzten Abbauprozesse werden schwefelhaltige Stoffe unter anderem zu Schwefelsäure oxydiert, während die „Kohlehydratgruppe“ zu Pflanzensäuren oder vollständig zu Kohlensäure und Wasser

oxydiert wird. Damit stimmt die Tatsache überein, dass die Eiweissstoffe im Verlaufe der Keimung an Menge abnehmen, sowie dass die Amidokörper, Schwefelsäure usw., an Menge zunehmen. Als Beispiel mögen die folgenden Zahlen dienen; sie stammen aus Versuchen mit Lupinen, welche 13 Tage im Dunkeln gekeimt hatten (Schulze): im Laufe der kurzen Zeit ist ungefähr $^3/_4$ der ganzen Eiweissmenge abgebaut worden.

Es waren enthalten	Eiweiss-stoffe g	Asparagin g	Andere Amide und stickstoff-haltige Körper g
in 100 g Trockensubstanz der Samen vor der Keimung	45,1	0	11,6
in den entsprechenden 81,7 g Trockensubstanz der Keimpflanzen	11,7	18,2	23,9
Differenz	− 33,4	+ 18,2	+ 12,3

Von den stickstofffreien Produkten der Eiweissumsetzung ist hier abgesehen; sie entsprechen dem Defizit von 2,9 g, welches in der untersten Linie der Tabelle erscheint.

Aus dieser wie aus anderen Untersuchungen geht hervor, dass Asparagin (oder in gewissen Fällen Glutamin u. a.) in verhältnismässig viel grösserer Menge gebildet wird als bei einer einfachen Eiweissspaltung entstehen könnte. Man hat auf verschiedene Weise versucht, diese Tatsache zu erklären: Entweder bildet sich das Asparagin (resp. Glutamin) durch weitere Umbildung der anderen stickstoffhaltigen Abbauprodukte, oder aber es werden diese letzteren zuerst verbraucht bei der Rückbildung (dem Aufbau) von Eiweissstoffen, welche beispielsweise in den jungen wachsenden Organen stattfindet. Der erste dieser Erklärungsversuche (Schulze) setzt voraus, dass der Stickstoff in den anderen Stoffen als Ammoniak abgespalten wird, um darauf in ähnlicher Weise wie von aussen aufgenommenes Ammoniak verarbeitet zu werden (vergl. S. 316). Welche von diesen beiden Auffassungen die richtige ist, können wir noch nicht sicher entscheiden.

Kap. 34. Die Kohlensäureassimilation und ihre Gewebe.

208. Assimilation. Alle Vorgänge, bei denen aufgenommene Nährstoffe zu Bestandteilen der Organismen, also zu den für den lebenden Körper charakteristischen Stoffen umgebildet werden, fasst man unter den Begriffen Assimilation oder assimilatorische Prozesse (von similis, gleich, ähnlich) zusammen. Diese Vorgänge können im übrigen der verschiedensten Art sein, und das ist ganz besonders der Fall bei der Assimilation der Pflanzen. Sie können sich sowohl auf die Bildung organischer Körper (Synthese) aus rein anorganischen Nährstoffen (z. B. Assimilation von Kohlensäure, Salpetersäure, Schwefelsäure u. a.) als auch auf die mehr oder weniger weitgehende Verarbeitung von aufgenommenen organischen Verbindungen beziehen, während die Tiere gewöhnlich nur organische Körper assimilieren, welche in letzter Linie aus dem Pflanzenreiche stammen. Man

hat früher in der Botanik allgemein das Wort Assimilation für die Assimilation der Kohlensäure bei grünen Pflanzen gebraucht, und im gleichen Sinne wird der Ausdruck auch jetzt noch vielfach verwendet; doch sollte diese Abweichung vom physiologischen Sprachgebrauch vermieden werden, zumal es sich herausstellt, dass zwischen den Stoffwechselprozessen der Tiere und der Pflanzen ein Unterschied nur dem Grade nach besteht. Wiewohl die Assimilationsvorgänge kaum je unabhängig voneinander verlaufen, so wird man doch im Interesse der Übersichtlichkeit die verschiedenen Nährstoffe für sich betrachten; wir machen dann natürlich den Anfang mit der Assimilation der Kohlensäure.

209. Bei der **Kohlensäureassimilation** wird aus Kohlensäure (und Wasser) organischer Stoff gebildet. Diese Assimilation kann sich in verschiedener Weise abspielen, jedenfalls aber kann der Prozess nur dann vor sich gehen, wenn Energie zugeführt wird. Diese Energie wird bei den grünen Pflanzen vom Lichte geliefert, während die wenigen farblosen Organismen, von deren Kohlensäureassimilation wir bisher Kenntnis haben, die zur Assimilation notwendige Energie aus gleichzeitigen Oxydationsvorgängen beziehen. Man unterscheidet daher zwei Formen von Kohlensäureassimilation: die photosynthetische und die chemosynthetische Kohlensäureassimilation, je nachdem das Licht oder chemische Prozesse als Energiequelle dienen.

210. Chemosynthetische Kohlensäureassimilation. Salpeterbakterien. Durch Winogradskys Untersuchungen aus den letzten zehn Jahren geht mit Sicherheit hervor, dass eine Reihe von Bakterien, die sog. Salpeterbakterien, Kohlensäure zu assimilieren vermögen. Die Salpeterbakterien sind obligat aërob (S. 290) und kommen wohl in jeder einigermassen gut durchlüfteten Erde vor. Wir kennen zwei verschiedene Formen, nämlich Nitritbakterien (Fig. 352), welche Ammoniak zu salpetriger Säure oxydieren, und Nitratbakterien, welche salpetrige Säure zu Salpetersäure oxydieren. Beide Formen kommen zusammen vor und bedingen gemeinsam die Salpeterbildung (Nitrifikation) im Erdboden. — Bei der Verwesung stickstoffhaltiger Stoffe entsteht nämlich Ammoniak, welches in durchlüftetem Erdboden später zu Salpetersäure oxydiert wird. Ist nun gleichzeitig kohlensaurer Kalk oder Magnesia, durch welche die Säure neutralisiert werden kann, vorhanden, so wird der Prozess fortgesetzt und es können sich ziemlich beträchtliche Mengen von Salpeter anhäufen; wird aber die Säure nicht neutralisiert, so steht der Prozess bald still. — Sowohl die Nitrit- als die Nitratbakterien vermögen freie Kohlensäure zu assimilieren. Dazu müssen ihnen aber gewisse anorganische Salze zur Verfügung stehen, und es muss ihnen die Möglichkeit gegeben sein, Ammoniak resp. salpetrige Säure zu oxydieren. Diese Oxydationsprozesse geben dann offenbar die Energiequelle für die Kohlensäureassimilation ab; es hat sich gezeigt, dass Ammoniak resp. salpetrige Säure für das Gedeihen dieser Bakterien unbedingt notwendig sind, während die meisten organischen Verbindungen nicht bloss überflüssig sind, sondern sogar schaden können, und zwar teils

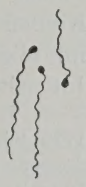


Fig. 352. Nitritbakterien. (Winogradsky.)

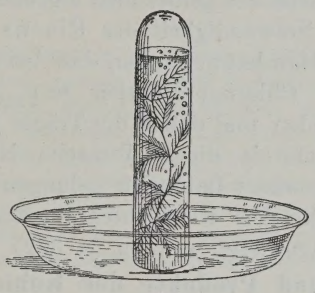
direkt, teils dadurch, dass sie die Entwickelung anderer Mikroorganismen begünstigen. Die Zersetzungsprodukte, welche sich in gut durchlüfteter Erde finden, haben jedoch keinen Einfluss auf den Prozess, welcher gerade in solcher Erde lebhaft vor sich geht. Die Salpeterbakterien ernähren sich also von rein anorganischen Verbindungen, aus welchen sie organischen Stoff aufbauen. Da das Wachstum solcher Bakterien ein ziemlich langsames ist, so besitzt diese Stoffproduktion im wesentlichen nur theoretisches Interesse als das erste bekannte Beispiel einer vom Lichte unabhängigen Kohlensäureassimilation. Die praktische Bedeutung der Nitrifikation ist dagegen sehr gross (vergl. Kap. 35).

211. Photosynthetische Kohlensäureassimilation. Mit Hilfe des Lichtes können Pflanzen, welche mit Chlorophyll (oder verwandten Farbstoffen) ausgestattet sind, sich vollständig von Kohlensäure, Wasser und anorganischen Salzen ernähren. Pflanzen ohne Chlorophyll (mit Ausnahme der in § 210 erwähnten) besitzen ebenso wie die Tiere (vergl. S. 128, 129) diese Fähigkeit nicht. Die Kohlensäureassimilation durch belichtete grüne Pflanzen hat also fundamentale Bedeutung im Haushalt der Natur; durch diese Stoffproduktion wird die weitaus überwiegende Menge organischer Nährstoffe geschaffen. Da die Kohlensäure die sauerstoffreichste Kohlenstoffverbindung darstellt, so muss bei ihrer Assimilation die Sauerstoffmenge natürlich abnehmen, und das geschieht bei der photosynthetischen Kohlensäureassimilation dadurch, dass Sauerstoff frei wird und austritt. Die photosynthetische Kohlensäureassimilation, um welche es sich im folgenden allein handelt, wenn von Kohlensäureassimilation die Rede ist, wird also durch drei Erscheinungen charakterisiert, nämlich Kohlensäureaufnahme, Sauerstoffausscheidung und Vermehrung des in der Pflanze organisch gebundenen Kohlenstoffs. In den allermeisten Fällen genügt die Beobachtung der Sauerstoffabgabe zum Nachweis der Kohlensäureassimilation; die Messung des ausgeschiedenen Sauerstoffs ist im allgemeinen die leichteste und die beste Methode zur Beurteilung der Intensität des Prozesses.

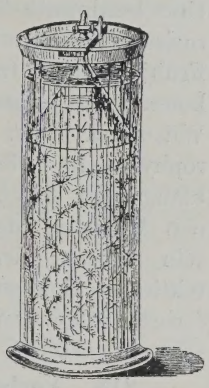
Priestley war der erste, der die Sauerstoffausscheidung beobachtete; im Jahre 1772 teilte er mit, dass die Pflanzen im Lichte die durch tierische Atmung „verdorbene Luft verbesserten"; der Sauerstoff selbst wurde bekanntlich erst 1774 entdeckt. Ingenhousz zeigte (1779), dass grüne Pflanzen Sauerstoff ausscheiden und zwar nur, wenn sie vom Lichte beschienen werden; Senebier (1782) wies nach, dass die Kohlensäure für den Prozess notwendig ist und dass die Pflanze den Kohlenstoff in sich zurückbehält. Th. de Saussure bekräftigte (1804) diese Angaben und brachte den Beweis dafür bei, dass die Kohlensäure wirklich einen Nährstoff für die Pflanze bildet. Im Anfang des 19. Jahrhunderts glaubte man jedoch allgemein, dass die Humusstoffe die wesentlichste Nahrung der Pflanzen darstellten. Liebig (1840) gebührt das Verdienst, das Unberechtigte in dieser sog. Humustheorie nachgewiesen und zu einer richtigen Würdigung der Kohlensäureassimilation beigetragen zu haben. In neuerer Zeit haben besonders Untersuchungen von Boussingault, Sachs, Th. Engelmann sowie von Brown und Morris unsere Kenntnisse über die Einzelheiten des Prozesses erweitert.

212. Besondere Bedingungen für die Kohlensäureassimilation sind Gegenwart von Kohlensäure, Licht und Chlorophyll oder ver-

wandter Farbstoffe in der Pflanze. Die Kohlensäure (Kohlensäureanhydrid und Wasser) ist das Material, das Licht ist die Energiequelle und die Chromatophoren sind der Sitz der Assimilation. Sind diese Vorbedingungen in der lebenden Pflanze gegeben, so lässt sich in der Regel leicht Kohlensäureassimilation nachweisen, z. B. in folgender einfacher Weise. Ein grüner Pflanzenteil wird in ein hohes, mit kohlensäurehaltigem Wasser gefülltes Glas eingeführt (gewöhnliches Wasser enthält in der Regel genügend Kohlensäure, sonst hilft man mit ein wenig Sodawasser nach); das Glas wird mit dem Boden nach oben in eine ebenfalls mit Wasser gefüllte Schale gestellt (Fig. 353). Stellt man nun den Apparat in die Sonne, so beobachtet man bald, wie an den Blättern kleine Gasblasen auftreten, welche sich ablösen und in die Höhe steigen. Nach und nach sammelt sich eine grössere Gasmenge im oberen Teile des Glases an: dieses Gas besteht zum grössten Teil aus Sauerstoff; man kann damit ein glühendes Holzspänchen zur Entzündung bringen. Aus einer genaueren Untersuchung wird ferner hervorgehen, dass der Inhalt der Pflanze an organisch gebundenem Kohlenstoff sich vermehrt hat; diese Vermehrung ist ausschliesslich auf Kosten der im Wasser gelösten Kohlensäure geschehen, deren Menge gleichzeitig abgenommen hat. Ein etwas complicierterer Apparat ist in Fig. 354 zur Abbildung gebracht.



353



354

Fig. 353. Sauerstoffausscheidung einer belichteten grünen Pflanze in kohlensäurehaltigem Wasser. (Mangin.) — Fig. 354. Apparat zum Sammeln grösserer Mengen von Sauerstoff von Kohlensäure assimilierenden Wasserpflanzen. (Pfeffer.)

Stellt man den Apparat ins Dunkle oder enthält das Wasser keine Kohlensäure oder nimmt man endlich zum Versuch einen chlorophyllfreien Pflanzenteil, so lässt sich keine Sauerstoffausscheidung beobachten; es findet keine Kohlensäureassimilation statt.

Dass die Sauerstoffausscheidung zu einer so auffallenden Bildung von Gasblasen führt, beruht darauf, dass der Sauerstoff im Wasser viel weniger löslich ist als die Kohlensäure; das Wasser kann daher nur einen verhältnismässig geringen Teil des Sauerstoffs aufnehmen, welcher bei der Assimilation der reichlich im Wasser gelösten Kohlensäure ausgeschieden wird. Zu solchen Versuchen benutzt man häufig Wasserpflanzen wie Elodea, Hippuris u. a. Zählt man, wie viele Sauerstoffblasen in der Minute von der Schnittfläche eines kleinen abgeschnittenen Sprosses aufsteigen, so hat man damit ein ziemlich brauchbares relatives Mass für die Intensität der Kohlensäureassimilation unter wechselnden äusseren Bedingungen (vergl. S. 304). Es mag hier auch erwähnt werden, dass Wasserpflanzen grössere Mengen von Kohlensäure aus gelösten doppelkohlensauren Salzen beziehen können (Hassack). — Wenn man zu solchen Versuchen in Wasser Landpflanzen benutzt, so ist es sehr wesent-

lich, darauf zu achten, dass die Blätter nicht abgerieben werden und so die glänzende Luftschicht auf der Oberseite des Blattes entfernt wird. Bei der unmittelbaren Berührung mit dem Wasser werden die Spaltöffnungen verstopft und die Kohlensäure kann nicht leicht genug in die Gewebe hineindiffundieren.

Chlorophyll wird gewöhnlich nur im Lichte gebildet (S. 129). Die im Dunkeln entstehenden gelben Chromatophoren können, wie es scheint, unter dem Einflusse des Lichtes in geringem Masse Kohlensäure assimilieren (Ewart); doch ergrünen sie in kurzer Zeit. Die Chlorophyllbildung setzt eine bestimmte Temperatur voraus, welche höher liegt als das für die meisten anderen Lebensäusserungen notwendige Minimum. Zu Beginn des Frühjahrs sind trotz voller Belichtung die aus den Rhizomen und Zwiebeln kommenden jungen Triebe oft gelb; doch ergrünen sie mit Eintritt wärmerer Witterung. Über die Notwendigkeit des Eisens für die Bildung von Chlorophyll siehe S. 323. Man hat gefunden, dass bei den braunen, roten und den blaugrünen Algen die Chlorophyllkörper resp. die Chromatophoren selbst den Sauerstoff ausscheiden und daher die Träger der Kohlensäureassimilation sein müssen; der Nachweis dieser Tatsache ist durch Hilfe der chemotaktischen Bewegung gewisser Bakterien gelungen (vergl. S. 306). Unter den farbstoffführenden Bakterien ist Kohlensäureassimilation für die Purpurschwefelbakterien nachgewiesen worden (S. 322).

213. Verlauf und Produkte der Kohlensäureassimilation. Wie eigentlich die Kohlensäure unter Sauerstoffabgabe zu organischem Stoff umgewandelt wird, wissen wir nicht; doch müssen wir als gegeben ansehen, dass es sich bei der Assimilation um Kohlensäure im eigentlichen Sinne, H_2CO_3, und nicht um das Anhydrid CO_2 handelt. Man hat häufig mit Unrecht von einer „Spaltung" der Kohlensäure gesprochen; hier ist aber nicht von einem Spaltungsprozess, sondern von einem synthetischen Prozess endothermer Natur die Rede. Über die Beschaffenheit der zuerst gebildeten Produkte wissen wir nichts Sicheres. Man hat sich als erstes Produkt Formaldehyd CHOH gedacht (Bayers Hypothese), und dieser Körper tritt auch in sehr geringen Mengen in den Laubblättern auf; damit ist aber weder über seine Bedeutung noch über seine Entstehungsweise irgend etwas gesagt. Nur das eine steht fest, dass das erste Resultat der Kohlensäureassimilation eine Vermehrung der organisch gebundenen Kohlenstoffmenge in den Chlorophyllkörpern sein muss. Aus diesen organischen Produkten der Kohlensäureassimilation gehen dann je nach der Art der Pflanze die verschiedensten Pflanzenstoffe hervor. So wird in den Laubblättern der meisten grünen Pflanzen, wenn die Kohlensäureassimilation nur einigermassen lebhaft vor sich geht, unter anderem eine nicht geringe Menge von Stärke gebildet, welche sich in kleinen Körnern in den Chlorophyllkörpern ablagert (Fig. 168, S. 128).

Gleichzeitig mit dieser Stärkebildung spielen sich indessen im Blatte Vorgänge ab, welche der Aufhäufung von Stärke entgegenwirken, nämlich: 1. Verbrauch der neugebildeten Stoffe im Blatte selbst und 2. eine lebhafte

Auflösung und Fortleitung von Stärke aus dem Blatte in die Sprossachse. Und da alle diese Vorgänge auch in der Nacht stattfinden, wenn die Kohlensäureassimilation aus Mangel an Licht zum Stillstand gekommen ist, so verschwindet die Stärke gewöhnlich vollkommen oder doch zum Teil aus den Blättern, bis die Morgensonne von neuem die Kohlensäureassimilation in Gang bringt. Der Stärkeinhalt des Blattes unterliegt also täglichen Schwankungen: bei Sonnenaufgang finden wir in den Chlorophyllkörpern keine oder beinahe keine Stärke; im Verlaufe des Tages nimmt die Stärkemenge zu, bis das Blatt gegen Abend bis zur Grenze seiner Speicherfähigkeit mit Stärke angefüllt ist, und nach Sonnenuntergang schwindet dann die Stärke wieder langsam, um am nächsten Morgen von neuem zuzunehmen. Man hat nachgewiesen, dass die Auflösung der Stärke in den Blättern auf der Tätigkeit zuckerbildender Enzyme beruht (Brown und Morris).

Diese periodische Stärkeanhäufung in grünen Blättern lässt sich durch die Sachs'sche Jodprobe anschaulich machen, welche in folgender Weise vorgenommen wird: das zu untersuchende Blatt wird 5—10 Minuten in kochendes Wasser und darauf in eine reichliche Menge von heissem starken Alkohol gelegt, in welchem das Chlorophyll sich löst, so dass das Blatt farblos wird. Das Blatt lässt man darauf ungefähr eine halbe Stunde lang in schwacher alkoholischer Jodlösung (ca. 1 : 200) liegen. Da die Stärkekörner mit Jod eine tief-schwarzblaue Farbe annehmen, so werden stärkereiche Blätter fast ganz schwarz, während ein stärkefreies Blatt gelb gefärbt wird; zwischen diesen beiden Extremen finden sich je nach dem Stärkegehalt des Blattes alle Übergänge.

Pflückt man nun z. B. ein grünes Blatt vor Sonnenaufgang, so wird es bei der Jodprobe nur eine gelbliche Färbung annehmen, während ein später am Tage gepflücktes Blatt sich schwarzgrau oder schwarz färbt, sofern es genügend Licht zu lebhafter Kohlensäureassimilation erhalten hat. Mit Hilfe der Jodprobe kann man sich auch leicht davon überzeugen, dass nur die belichteten Teile des Blattes Stärke bilden: legt man morgens vor Sonnenaufgang (oder einfacher am Abend vorher) einen Streifen Staniol oder dergl. dicht um ein Blatt, z. B. quer über dasselbe, so wird, wenn man das Blatt am Nachmittag abpflückt und der Jodprobe unterwirft, der vom Staniol beschattete Teil des Blattes im Gegensatz zu dem belichteten Teil nicht schwarz gefärbt (Fig. 355).

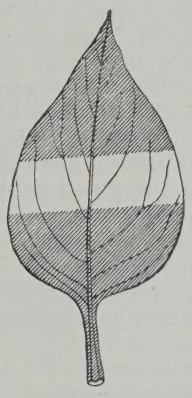


Fig. 355. Siehe Text. (Nach Sachs.)

Es können keineswegs alle Pflanzenarten in den Chlorophyllkörnern Stärke bilden. So fehlt die Stärkebildung in den Laubblättern mancher Monokotylen, z. B. Zwiebelarten, Orchis, Pisang. An Stelle von Stärke werden dann in der Zelle andere organische Körper gebildet, namentlich Zucker und fettes Öl (z. B. Diatomeen); sehr häufig treten sowohl Stärke als auch andere Stoffe auf, deren Gesamtmenge in den Blättern in ähnlicher Weise wie der Stärkegehalt im Verlaufe von 24 Stunden schwankt (z. B. die Zucker- und Stärkemenge in Rübenblättern).

Gleichgültig ob nun als Folge der Kohlensäureassimilation in den belichteten Chlorophyllkörpern fettes Öl oder etwa Stärke gebildet wird: auf keinen Fall dürfen wir die Anhäufung dieser Körper als das unmittelbare

erste Resultat der Kohlensäureassimilation, sondern als das letzte Resultat dieses Prozesses in Vereinigung mit den anderen Stoffumsetzungen im Blatte ansehen, wenn die Produktion von organischem Stoff bei der Kohlensäureassimilation die gleichzeitigen Verluste durch lokalen Verbrauch und durch Fortleitung übersteigt. Wir müssen uns daran erinnern, dass die Stärkebildung eine Folge steigender Concentration gelöster Kohlehydrate in der Zelle ist (S. 159). Damit stimmt vollkommen die Tatsache überein, dass die allermeisten Laubblätter, wenn man sie durch Verdunklung von der Stärke befreit, darauf von der Pflanze abschneidet und (im Dunkeln) auf eine Zucker- oder Glycerinlösung legt, im Verlaufe von wenigen Stunden bis zu einem Tage in den Chlorophyllkörpern Stärke bilden (Böhm u. a.). Diese Stärkebildung sowie jene als Folge der Stoffproduktion bei der Kohlensäureassimilation auftretende Stärkebildung sind unzweifelhaft von gleicher Art. Stärkebildung darf also nicht mit Kohlensäureassimilation verwechselt werden; die beiden Prozesse sind nicht notwendigerweise miteinander verknüpft.

214. Die Intensität der Kohlensäureassimilation hängt auf der einen Seite von der Art der Pflanze und der Entwickelungsstufe des betreffenden Pflanzenteils, auf der anderen Seite von äusseren Bedingungen ab. Erst von einem gewissen Alter an sind die Blätter imstande, Kohlensäure zu assimilieren; selbst wenn die ganz jungen Blätter schon grün sind, bedürfen sie doch oft noch eine Zeitlang der Zufuhr von organischen Stoffen aus den erwachsenen Blättern. — Als Beispiele für Pflanzen mit lebhafter Kohlensäureassimilation mögen der Kürbis (Cucurbita Pepo) und die Sonnenblume (Helianthus annuus) genannt sein, deren ausgewachsene Blätter bei gewöhnlicher Sommertemperatur und guter Belichtung nach Sachs in einer Stunde ca. 1,5 resp. 1,8 g organischen Stoff auf den Quadratmeter Blattfläche produzieren können. Dazu ist die Assimilation von 1—1,5 l Kohlensäure notwendig, und dieses Mass entspricht wiederum dem Kohlensäuregehalt von 3—4000 l Luft. Jeder Quadratcentimeter Blattfläche verwertet also im Laufe einer Stunde die Kohlensäure von 3—400 ccm Luft. Ähnliche Zahlenwerte gehen aus H. Browns Versuchen hervor (S. 308).

Durch Wiegen der von einem Individuum produzierten Pflanzenmasse (in trockenem Zustande) erhält man annäherungsweise einen Massstab für die Lebhaftigkeit der Stoffproduktion im Verlaufe einer Vegetationsperiode. Während Pflanzen, wie die eben erwähnten, welche in einem Sommer heranwachsen, einer bedeutenden Stoffproduktion fähig sind, hat beispielsweise eine junge Eiche in den ersten Lebensjahren nur eine ganz geringe Produktion trotz der bedeutenden Grösse des Samens als Ausgangspunkt. Doch ist diese Erscheinung wohl kaum durch eine an und für sich schwache Befähigung zur Kohlensäureassimilation im Blattfleisch bedingt, sondern muss zum Teil wenigstens eine Folge der langsamen Entwickelung des Baumes sein; können nämlich die Blätter ihre bei der Kohlensäureassimilation gebildeten Produkte nicht schnell abgeben — wie es etwa bei den schnell wachsenden Sommerpflanzen geschieht — so nimmt die Intensität der Assimilation stark ab (Boussingault, Sapotschnikoff). — Man kann das Blatt als „gesättigt“ bezeichnen, wenn soviel organischer Stoff in ihm aufgespeichert ist, dass die Kohlensäureassimilation beinahe aufhört. Diese Folgeerscheinung erschwert oft das Studium des Einflusses äusserer Bedingungen auf die Kohlensäureassimilation. Die gleiche Erscheinung erklärt offenbar auch die Beobachtung, dass ein partielles Entlauben nicht immer die Stoffproduktion der Pflanze zu verringern braucht (R. Hartig).

215. Einfluss äusserer Bedingungen. Bei Untersuchungen über diese Fragen ist es besonders wichtig, den Verlust durch Atmung zu berücksichtigen: wir müssen zwischen dem Überschuss der Kohlensäureassimilation über den Atmungsverlust (Nettoausbeute, welche negativ sein kann) und auf der andern Seite der Kohlensäureassimilation selbst (der Bruttoeinnahme, wenn man so will) unterscheiden. Da die äusseren Bedingungen oft in verschiedenem Grade die erwähnten beiden entgegengesetzten Prozesse beeinflussen, so ist es nicht angängig, aus der Nettoausbeute allein Schlüsse auf die beiden Prozesse oder den einen von ihnen zu ziehen.

Einfluss des Lichtes. Nicht nur bei Tageslicht, sondern auch bei künstlicher Belichtung ist Kohlensäureassimilation möglich. Die Lichtstärke ist von grosser Bedeutung für die Intensität des Prozesses. Schon bei ziemlich schwacher Belichtung lässt sich Sauerstoffausscheidung beobachten; diese letztere wächst mit zunehmender Belichtung, jedoch ist die Steigerung nicht proportional der Erhöhung der Lichtstärke, sondern bleibt hinter dieser zurück. Steigt die Belichtungsintensität über einen gewissen Grad hinaus, so nimmt die Intensität der Kohlensäureassimilation nicht mehr zu, sondern im Gegenteil gewöhnlich sogar ab, da die Pflanze zu leiden beginnt. In sehr starkem Lichte bleicht das Chlorophyll schnell, und die Pflanzen sterben ab. Bei Schattenpflanzen liegt der günstigste Belichtungsgrad oft bedeutend unter dem vollen Sonnenlicht. — Nur ein geringer Teil des Lichtes, welches in den Blättern absorbiert wird, kommt der Kohlensäure zugute; der grösste Teil wird zu Wärme und beschleunigt die Verdunstung (Kap. 39); Catalpablätter absorbierten (in Versuchen von Brown) ca. 28% der Energie des Sonnenlichtes, und von diesen wurden nur 0,5 für die Kohlensäureassimilation verwandt, während 27,5 auf die Verdunstung kamen. Je schwächer das Licht ist, desto mehr Procent werden von der Pflanze absorbiert und ausgenützt; je reicher an Kohlensäure die Luft ist, desto grösser ist die Nutzwirkung des absorbierten Lichtes (Brown).

Die verschiedenen Strahlenarten des Sonnenlichtes besitzen sehr verschiedene Bedeutung. Das Chlorophyll absorbiert vorzugsweise gewisse rote Lichtstrahlen (Fig. 356), und zwar wirken die roten

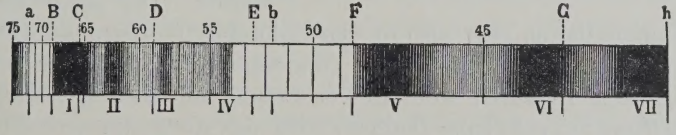


Fig. 356. Absorptionsspectrum des Chlorophylls. Die Buchstaben geben die Frauenhoferschen Linien, die Zahlen die Wellenlängenskala an. Die römischen Ziffern unter dem Spectrum bezeichnen die charakteristischsten Absorptionsbänder, I—IV entsprechen dem eigentlichen Chlorophyll, V—VII seinen gelben Begleitstoffen (vergl. S. 129). (Schematisch, nach Kraus.)

Strahlen verhältnismässig am stärksten, da 50—90% der Wirkung des ganzen Spectrums auf den absorbierten roten Teil kommen, während die grünen Strahlen, welche in geringerer Menge absorbiert werden, nur unwesentliche Bedeutung für die Kohlensäureassimilation besitzen (Fig. 356 I). Nach den roten Strahlen wirken, wie es scheint, die blauen Strahlen, entsprechend

dem Absorptionsbande VI in der Figur, am stärksten. Im übrigen stimmen die Resultate verschiedener Forscher in diesen Fragen durchaus nicht immer überein, und es ist, wenn auch wahrscheinlich, so doch nicht sicher, ob die gelben Farbstoffe (Carotin u. a.) hier mitwirken. Zum Teil erklären sich diese Widersprüche daraus, dass verschiedene Pflanzen verschiedenes Verhalten zeigen; zum Teil beruhen sie auch auf den Untersuchungsmethoden. So verhalten sich einzelne isolierte Chlorophyllkörner oder sehr dünne grüne Gewebe anders als Assimilationsgewebe in dickerer Schicht; in diese letztere dringen die roten, namentlich aber auch die blauvioletten Strahlen infolge der starken Absorption nicht so tief ein wie z. B. die gelben (und grünen) Strahlen, deren Einwirkung sich also auf mehrere Zellschichten erstreckt und dadurch verhältnismässig intensiv ist. — Besonders schön lässt sich der Einfluss des Spectrums durch das Verhalten mancher aërober Bakterien mit Eigenbewegung zeigen. Wenn man diese letzteren mit einer grünen Fadenalge im luftdicht abgesperrten Wassertropfen zusammenbringt und unter dem Mikroskop mit einem Sonnenspectrum beleuchtet, welches vermittels eines eigenen Apparates (des Mikrospectralapparates) hervorgerufen und auf die Länge der Alge eingestellt wird (Fig. 357), so sammeln sich die Bakterien in lebhaft schwärmender Bewegung an den Stellen, wo die Sauerstoffausscheidung am intensivsten ist. Wie aus der Figur hervorgeht, ist dies der Fall im roten und blau-violetten Lichte. Mit dem Aufhören der Belichtung werden auch die Bewegungen der Bakterien schnell eingestellt. Auch bei isolierten Chlorophyllkörpern kann man oft mit der gleichen Methode Sauerstoffausscheidung nachweisen. Der ganze Prozess der Kohlensäureassimilation geht also in den Chlorophyllkörpern selbst vor sich. Die Chromatophoren der Rottange (Rhodophyceae) enthalten nicht nur Chlorophyll, sondern auch, wohl in Verbindung mit diesem letzteren, rote Farbstoffe (Phycoerythrin). Dadurch wird das Absorptionsspectrum dieser Chromatophoren derart verändert, dass bestimmte grüne und blaue Strahlen, nämlich eben die Strahlen, welche am tiefsten in das Wasser eindringen, vorzugsweise absorbiert werden; ferner hat sich herausgestellt (Engelmann), dass die Rottange gerade in solchem Lichte verhältnismässig am lebhaftesten Sauerstoff ausscheiden. Dieses merkwürdige Verhalten macht die Tatsache erklärlich, dass die Rottange in grösseren Tiefen leben können als rein grüne Formen, welche nur in geringem Masse das tiefdringende blaugrüne Licht ausnützen könnten. Für Brauntange gelten ähnliche Verhältnisse wie für die Rottange. (Die roten Farbstoffe in

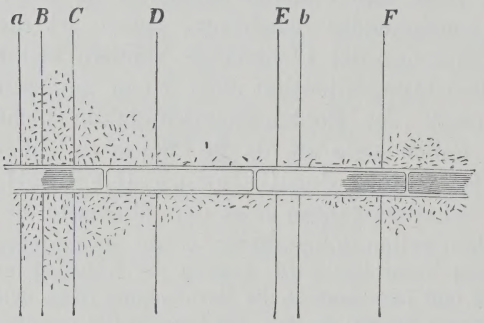


Fig. 357. Eine grüne Fadenalge *(Cladophora)* in einem abgesperrten bakterienhaltigen Flüssigkeitstropfen, durch ein Sonnenspectrum unter dem Mikroskop belichtet. Die schraffierten Linien deuten die wichtigsten Absorptionsbänder des Chlorophylls an; die senkrechten Striche bezeichnen Frauenhofersche Linien. Die Bakterien sammeln sich vorwiegend an den Orten der lebhaftesten Sauerstoffausscheidung an. (Halbschematisch, nach Engelmann.)

den Blättern vieler Landpflanzen haben mit der Kohlensäureassimilation unmittelbar nichts zu tun. (Vergl. S. 148.)

Wahrscheinlich wirkt das Chlorophyll (resp. die anderen in Betracht kommenden Farbstoffe) als Sensibilisator für die Energie der Lichtstrahlen, welche dann die chemische Arbeit der Kohlensäureassimilation vollführen. Die Unbeständigkeit des Chlorophylls im Lichte weist ebenfalls in dieser Richtung; auch die Farbstoffe, welche in der Photographie als Sensibilisatoren zur Anwendung gelangen, müssen in hohem Masse „unecht" sein. Im übrigen hat Wiesner ein unaufhörliches Wechselspiel von Bleichen und Neubildung des Chlorophylls unter Belichtung wahrscheinlich gemacht (Timiriazeff), doch haben wir nur einen geringen Einblick in diesen ganzen Prozess. Der isolierte Chlorophyllfarbstoff bleicht wohl im Lichte, hat aber auf Kohlensäure keine Wirkung; zur photosynthetischen Kohlensäureassimilation sind der Farbstoff und das lebende Protoplasma selbst, welches die Grundmasse der Chromatophoren ausmacht, gleich notwendig.

Setzt man vor die in Fig. 353 und 354 abgebildeten Apparate eine rote Glasscheibe, so wird die Sauerstoffausscheidung nur wenig abnehmen, wiewohl das Licht beim Passieren der Scheibe die Hauptmenge der grünen bis violetten Strahlen einbüsst. Bei Anwendung von blauem Glas, welches die roten und gelben Strahlen zurückhält, hört die Sauerstoffabgabe fast sofort auf. Wir besitzen hierin einen einfachen Nachweis für den überwiegenden Einfluss der roten Spectrumhälfte. Es ist sehr wahrscheinlich, dass bestimmte ultraviolette Strahlen des Sonnenlichtes eine nicht ganz unwesentliche Kohlensäureassimilation hervorrufen können. Da indessen beim Durchgang durch Glas viel von diesen Strahlen verloren geht, so begegnet das Studium dieser Frage grossen Schwierigkeiten.

Einfluss der Temperatur. Selbst bei niedrigen Temperaturen kann eine, allerdings nur äusserst schwache, Kohlensäureassimilation bei unseren härteren einheimischen Pflanzen stattfinden; bei Brombeerblättern ist Kohlensäureassimilation sogar bei — 1 bis — 2 ° nachgewiesen worden. Doch hört die Kohlensäureassimilation bei solchen Temperaturen meist auf, und in manchen Fällen (z. B. Buxus, Prunus, Ilex) bringt eine Abkühlung von einigen Tagen auf eine Temperatur von wenig über 0 ° nicht nur ein momentanes Aufhören des Prozesses mit sich, sondern als Nachwirkung dauert dieser Stillstand des Prozesses auch noch fort, selbst wenn die Pflanze wieder in günstige Temperatur gebracht wird; diese Nachwirkung kann einige Stunden bis zu ein paar Tagen währen (Ewart). Bei steigender Temperatur nimmt die Intensität der Kohlensäureassimilation bis zu 16—25 ° sehr stark zu. Der Prozess hat sein Optimum für die untersuchten Pflanzen unserer Flora zwischen 25 und 30 °; über diesen Wärmegrad hinaus wird er dagegen bald schwächer (vergl. § 216). In vielen Fällen beruht das zweifellos auf der mit der Temperatur steigenden Verdunstung, denn die Wassermenge im Blatte ist von grosser Bedeutung für die Intensität der Kohlensäureassimilation. Sobald Wassermangel eintritt, schliessen sich die Spaltöffnungen, so dass der Zutritt der Kohlensäure zum Blatte stark gehemmt wird. Ferner beeinflusst stärkeres Austrocknen das Protoplasma unmittelbar, und die Lebenstätigkeit überhaupt nimmt ab.

Auch die Kohlensäuremenge der Luft ist von grossem Einfluss. Eine Herabsetzung des geringen procentischen Kohlensäuregehaltes der Luft wirkt in hohem Masse herabstimmend auf die Lebhaftigkeit der Kohlensäureassimilation. Wird die Kohlensäuremenge erhöht, so steigt die Intensität

des Vorgangs stark, solange die Kohlensäuremenge nicht über einige wenige Procente ausmacht. Das gilt jedenfalls für Versuche von kürzerer Zeitdauer; doch ist es sehr zweifelhaft, ob bei längeren Versuchszeiten wesentlich andere Resultate gewonnen würden, als dass die Blätter eben schneller „gesättigt" werden (vergl. § 214). Daher braucht die Tatsache, dass die unmittelbar am Boden stehende Luftschicht ungefähr viermal soviel Kohlensäure enthält als die übrige Luft, noch nicht einen besonderen Vorteil für Gräser und Rosettenpflanzen zu bedeuten. Aus der atmosphärischen Luft wird die Kohlensäure eigentlich nur durch die Spaltöffnungen aufgenommen; verschliesst oder verstopft man diese (z. B. mit Vaseline), so hört die Aufnahme von Kohlensäure sofort auf. — Die Absorption von Kohlensäure aus der Luft durch belichtete grüne Blätter spielt sich etwas langsamer ab als die Kohlensäureabsorption durch gleichgrosse Flächen Kalilauge. Da die Spaltöffnungen zusammengenommen nur einen geringen Bruchteil (z. B. in der Fig. 253, S. 207, nicht einmal $^1/_{100}$) der Blattoberfläche ausmachen, so muss also der Eintritt der Kohlensäure durch die Spaltöffnungen sehr schnell vor sich gehen. Durch besondere Versuche (Brown) hat sich herausgestellt, dass die Kohlensäure der Luft ganz analog durch feine Löcher in einer Glasplatte sehr schnell zu einer etwas unterhalb der Platte angebrachten Kalilaugenschicht durchdringt. Es handelt sich also bei dem Eintritt der Kohlensäure in das Blatt um ein verhältnismässig einfaches physikalisches Phänomen, während wir den eigentlichen Verlauf der Assimilation noch nicht verstehen. Aus kohlensäurereicheren Gasgemengen kann die Kohlensäure leicht durch die Epidermis diffundieren, und aus diesem Grunde fanden ältere Forscher (Boussingault), welche mit solchen Gasgemengen arbeiteten, keinen Unterschied in der Lebhaftigkeit der Kohlensäureassimilation bei offenen und verstopften Spaltöffnungen. Indessen spielen schon bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 5% die Spaltöffnungen eine grosse Rolle.

Gifte verschiedener Art können die Kohlensäureassimilation zum Stillstand bringen, noch bevor sie die Zellen töten; das gilt ganz besonders für Chloroform und Äther (Bernard). Als Nachwirkung erlischt oft auf einige Zeit die Fähigkeit, den Prozess von neuem zu beginnen (Ewart).

216. Beziehungen der Kohlensäureassimilation und Atmung zueinander. Im vorhergehenden Paragraphen hatten wir ausschliesslich die Kohlensäureassimilation, also das Brutto der Stoffproduktion vor Augen. Aber auch die Intensität der Atmung ist in hohem Masse von äusseren Bedingungen abhängig (§ 202), auf welche sie zum Teil in anderer Weise als die Kohlensäureassimilation reagiert. Das gilt besonders für die Temperatur. Während die Lebhaftigkeit der Atmung fast bis zum Eintritt des Todes der Zellen mit der Temperatur steigt, nimmt die Intensität der Kohlensäureassimilation meist schon über ca. 30° stark ab. Bei einer bestimmten, je nach der Pflanzenart und der Stärke der gegebenen Belichtung wechselnden Temperatur werden sich daher die Summe der täglichen Atmungsverluste und die Stoffproduktion gegenseitig im Gleichgewicht halten können: scheinbar spielen sich dann diese Prozesse überhaupt nicht ab. Während nun dieser Zustand an langen Tagen bei guter Beleuchtung bei etwa 35—40° resultieren könnte, so würde derselbe Zustand in schwacher und kurzdauernder Belichtung, wie im Winter, bei bedeutend niederer Temperatur eintreten; im Gewächshaus überwinternde Pflanzen dürfen daher, wenn sie nicht an Reservestoffen besonders reich sein sollten, nicht zu warm gehalten

werden. — Pflanzen, welche auf offenem Felde im vollen Sonnenlichte wachsen, wie unsere gewöhnlichen Ackergewächse, Getreidearten usw., haben gewöhnlich eine sehr lebhafte Atmung; die günstigen Belichtungsverhältnisse machen es ihnen eben leicht, aus der Stoffproduktion eine bedeutende Nettoausbeute zu erzielen. Pflanzen von schattigen Standorten würden bei so lebhafter Atmung nicht fortkommen können, und in allen untersuchten Fällen (Wald-Gräser, Oxalis) atmen sie auch deutlich schwächer als die genannten Lichtpflanzen. Am weitesten geht in dieser Hinsicht die als typische Schattenpflanze bekannte Aspidistra elatior, deren Blattatmung nur ungefähr $^1/_{25}$ der Atmung der Roggenblätter beträgt (Mayer). Auch beim Vergleich der Individuen der gleichen Pflanzenart von sonnigen und von schattigen Standorten, z. B. der Buche, findet man stets, dass die Atmung der Schattenpflanzen schwächer ist (Lamarlière).

Die Bewohner trockener Standorte (xerophile Pflanzen), deren Hautgewebe besonders dicht sein müssen (S. 207), können aus diesem Grunde keine lebhafte Kohlensäureassimilation zu Wege bringen und würden aus ihr kaum eine Nettoausbeute gewinnen, wenn sie grosse Mengen von Kohlensäure durch Atmung im Verlaufe der Nacht verlören. Solche Pflanzen haben in Übereinstimmung mit diesen Verhältnissen ihren ganzen Atmungsprozess derart modifiziert, dass sie im Verlaufe der Nacht wohl erkennbare Mengen von Sauerstoff aufnehmen, dagegen keine oder doch nur wenig Kohlensäure ausscheiden. Besonders leicht lassen sich diese Verhältnisse bei den Sukkulenten wie Cactus, Echeveria, Sedumarten u. a. beobachten. An Stelle von Kohlensäure wird nämlich nachts, solange die Kohlensäureassimilation nicht im Gange ist, besonders Apfelsäure oder eine andere, verwandte Säure gebildet, welche dann im Verlauf eines Tages mit Hilfe des Lichtes wieder zu Kohlehydraten verarbeitet (reduziert) wird. Es bleibt also hier das Oxydationsprodukt, die Apfelsäure, in der Pflanze; diese Tatsache ist ökologisch von grösster Wichtigkeit, denn nun genügt eine schwache Kohlensäureassimilation von aussen, um einen Überschuss zu erzielen. — Möglicherweise verursacht erst das Licht die Oxydation der betreffenden Pflanzensäure zu Kohlensäure und die sofortige Assimilation dieser letzteren in der gewöhnlichen Weise; wahrscheinlicher aber ist eine direkte Verarbeitung der Apfelsäure. Dieser Vorgang spielt sich nur in chlorophyllführenden Zellen ab. Als Beispiel für den Umfang der Säurebildung mag ein Versuch mit Sempervivum Funckii (E. Kraus) dienen: 100 ccm ausgepresster Saft enthielten am Abend nur 46 mg, am Morgen aber 270 mg freie Apfelsäure. Beim Stehen im Dunkeln über eine Nacht hinaus wird jedoch reichlich Kohlensäure gebildet; ebenso verursacht erhöhte Temperatur eine vollständige Oxydation der Apfelsäure (vergl. S. 297).

Ob der respiratorische Quotient durch die Kohlensäureassimilation beeinflusst wird, wissen wir nicht. Wenn die Kohlensäureassimilation, wie gewöhnlich am Tage, die Atmung überwiegt, so wird der Gasaustausch der Pflanze selbstverständlich sich nur als Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme äussern. Das Verhältnis zwischen diesen Sauerstoff- und Kohlensäuremengen ist je nach der Art und der Entwickelungsstufe der Pflanze etwas verschieden; es leuchtet ein, dass aus diesem Verhältnis auf den Verlauf der Kohlensäureassimilation gar nicht, sondern nur auf das Ge-

samtresultat aller derjenigen Prozesse in der Pflanze, welche sich auf Kohlensäure und Sauerstoff beziehen, geschlossen werden kann.

217. Die **Organe der Kohlensäureassimilation** in der Zelle sind die Chlorophyllkörper resp. andere Chromatophoren. Die Chlorophyllkörper führenden grünen Gewebe bilden also einen wesentlichen Bestandteil aller peripherischen Organe, in welchen sich die Kohlensäureassimilation hauptsächlich abspielt, nämlich vor allem der Laubblätter (S. 265) und mancher Sprossachsen (S. 93, 94).

Die grünen Assimilationszellen sind parenchymatisch, oft unregelmässig sternförmig (Schwammparenchym der Blätter, Fig 332, S. 267) und haben oft dünne unverkorkte Wände, welche der Gasdiffusion wenig hinderlich sind. Die Chlorophyllkörner liegen in einer einzigen Schicht im Wandplasma. Als eine ganz besonders ausgeprägte Assimilationszelle können wir die Palisadenzelle ansehen (S. 266). Ausser in den Laubblättern tritt sie gelegentlich auch in den Sprossachsen bestimmter blattarmer oder „blattloser" Xerophyten auf. Bei einigen Pflanzen legen sich die Wände der Assimilationszellen in Falten, welche in Gestalt von Platten frei in den Zellraum hineinragen, so z. B. im Blattfleisch der Kiefer (Fig. 250 auf S. 205), vieler Ranunculaceen, Hollunder (Sambucus), gewisser Gräser, Farne u. a. Durch diese Einrichtung wird die Wandfläche vergrössert, so dass in diesen sogenannten Armpalisadenzellen verhältnismässig viel Raum für die Lagerung von Chlorophyllkörpern zur Verfügung steht.

Die grünen Assimilationsgewebe bilden dünne Schichten an der Peripherie der Organe, wo sie einer hinreichenden Belichtung ausgesetzt sind. Die gewöhnlichen dünnen Laubblätter, für welche die Kohlensäureassimilation eine wichtige Aufgabe darstellt (S. 48), enthalten durchweg in allen Geweben mit Ausnahme der Epidermis und der Nerven Chlorophyll. — In panachierten Blättern führen die weissen Partien an Stelle der Chlorophyllkörner Leukoplasten, welche Kohlensäure nicht assimilieren können. Durch die Jodprobe lassen sich diese Stellen leicht am Ausbleiben der Reaktion wiedererkennen. — Auch in anderen Pflanzenteilen als den Laubblättern kommen oft Assimilationsgewebe vor, welche sich überhaupt allenthalben entwickeln können, wo die Vorbedingungen für Kohlensäureassimilation gegeben sind. Sprossachsen führen gewöhnlich nur in der Rinde Assimilationsgewebe, welches sich hier oft mit Festigungsgewebe in den Raum teilen muss (Fig. 287, S. 227). Bei Sukkulenten wie Sempervivum, Echeveria, Cacteen, Agaven u. a. umgibt das Assimilationsgewebe in dünner Schicht das farblose, saftige Gewebe im Inneren des Blattes oder der Sprossachse (Fig. 334). In vielen jungen Früchten treten eine oder mehrere Schichten von Assimilationszellen auf, welche die ganze Frucht umgeben, oder Mäntel um den Samen bilden oder endlich sich in der Peripherie des Samens selber finden. Diese chlorophyllhaltigen Gewebe assimilieren Kohlensäure, welche in der Frucht, besonders durch die lebhafte Atmung des jungen Samens gebildet wird, und bringen so einen Teil des Atmungsverlustes wieder ein. Die Kohlensäure

der umgebenden Luft spielt dagegen für diese regenerierenden Assimilationsgewebe, welche mehr oder weniger tief unter der Epidermis liegen, keine Rolle; noch dazu fehlen der Epidermis hier in der Regel die Spaltöffnungen (Fig. 358). Auch andere Fälle von Geweben mit entsprechender Funktion, welche die Kohlensäure im Innern der Pflanze assimilieren, sind bekannt, so z. B. bei einigen der stärkeren Rot- und Braunalgen.

Sollen die Assimilationsgewebe das Licht möglichst vollkommen ausnützen, zugleich aber doch gegen zu starke Belichtung geschützt sein, so müssen verschiedene Einrichtungen in Wirksamkeit treten. Hierher gehören a. Bewegungen der Chlorophyllkörper, b. verschiedene Einstellung der Blätter zum Lichte und c. verschiedene Entwickelung des Blattes je nach den Belichtungsverhältnissen.

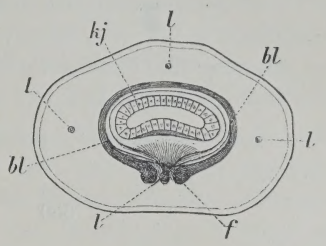


Fig. 358. Querschnitt durch ein junges Gerstenkorn, schematisiert. *bl* regenerierendes, inneres Assimilationsgewebe; *kj* im Entstehen begriffenes Sameneiweiss; *l* Leitungsstränge. (W. Johannsen).

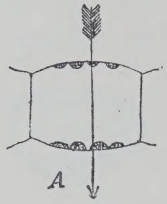
218. Die Bewegungen der Chlorophyllkörper sind entweder Drehungen, Wanderungen oder Veränderungen der Gestalt. Sie hängen sowohl von der Richtung des Lichtes als von der Intensität der Belichtung ab.

A. Drehung. Die plattenförmigen Chlorophyllkörper in den Zellen der Fadenalge Mesocarpus (Fig. 170, S. 128) wenden bei schwacher Belichtung ihre Fläche direkt gegen das Licht (Flächenstellung), bei starker Belichtung dagegen können sie sich im Verlaufe weniger Minuten derartig umdrehen, dass nun die Kante gegen das Licht steht (Profilstellung), und bei mittelstarker Belichtung können die Chlorophyllkörper alle dazwischen liegenden Stellungen einnehmen; auf diese Weise regulieren sie selber ihre Belichtung. Ist die Lichtstärke an den beiden Enden der Zelle verschieden, so kann sich der Chlorophyllkörper so biegen, dass ein Stück Profil- und ein anderes Flächenstellung einnimmt.

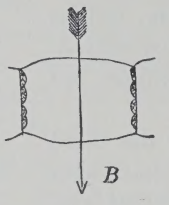
B. Wanderungen. Die Chlorophyllkörner im Schwammparenchym der Blätter, im ganzen Blattfleische bei einfach gebauten Blättern, z. B. Elodea, in vielen Moosblättern, überhaupt in isodiametrischen Assimilationszellen, sammeln sich, wenn sie zerstreutem, mildem Licht ausgesetzt werden, an den zur Strahlenrichtung senkrecht stehenden Teilen der Zellwand (Fig. 359 A und Fig. 360 A); sie wandern aber, wenn die Pflanze direkt von der Sonne beschienen wird, zu den Wandteilen herab, welche mit den Kanten gegen das Licht stehen (Fig. 359 B, 360 B). Im ersteren Falle nehmen sie also Flächenstellung ein („Epistrophe") und setzen sich so weit wie möglich der Belichtung aus. Im letzteren Falle schützt die Profilstellung („Apostrophe") gegen zu starkes Licht.

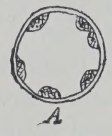
C. Veränderungen der Gestalt. In den Palisadenzellen stehen die Chlorophyllkörner nur an den Seitenwänden; sie könnten ja auch nicht

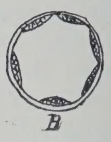
alle an den Querwänden Platz finden (Fig. 244, S. 201, Fig. 248, S. 204): sie nehmen also ständig Profilstellung ein. Die Zellen des Palisadenparenchyms sind also wohl an intensive Belichtung angepasst. Doch sind



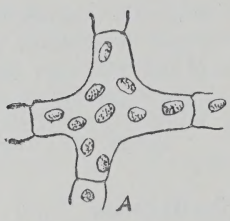
359







361



360

Fig. 359. Schema für die Wanderung der Chlorophyllkörner. Die Pfeile geben die Richtung des Lichtes an. *A* eine schwach belichtete Zelle: Chlorophyllkörner in Flächenstellung; *B* in starker Belichtung: Profilstellung. — Fig. 360. Drei Zellen aus dem Schwammparenchym von Oxalis Acetosella, von oben gesehen. *A* Lagerung der Chlorophyllkörner bei schwacher Belichtung; *B* bei starker Belichtung; *C* nachdem die Zelle einige Zeit starker Belichtung ausgesetzt war: die Chlorophyllkörner häufen sich in den Ecken der Zelle an. — Fig. 361. Zwei Palisadenzellen im Querschnitt. *A* in schwachem, *B* in starkem Lichte. (Stahl).

die Chlorophyllkörner imstande, sich je nach der Belichtung einzustellen: in schwachem Lichte wölben sie sich halbkugelförmig oder noch weiter in den Zellraum vor (Fig. 361 A), bei starker Belichtung werden sie flacher und breiter, und drücken sich mehr an die Wand an (Fig. 361 B). Dass so viele, besonders dünnere Blätter in vollem Sonnenschein hellgrün sind, im Verlaufe von einigen Minuten aber dunkelgrün werden, wenn man sie beschattet, beruht eben auf den unter B und C beschriebenen Bewegungen und darf mit der bleichenden Wirkung des Lichtes auf den Farbstoff nicht verwechselt werden.

219. Die Stellung der Laubblätter zum Lichte haben wir in Kap. 8 besprochen. Die meisten zusammengesetzten Blätter besitzen bewegliche Blattkissen, durch welche die Teilblättchen so eingestellt werden, dass sie schwachem Lichte die Fläche, starkem Lichte aber die Kante zuwenden. Ähnliches gilt für die meisten noch im Wachstum begriffenen Blätter. Näheres über solche Bewegungen im Kap. 43. Die wenigsten erwachsenen Blätter können Bewegungen ausführen, sondern nehmen eine feste Lichtstellung derart ein, dass die Oberseite der Blattspreite sich in der Regel gegen die Seite wendet, von wo das stärkste zerstreute Licht die Blätter

während ihres Heranwachsens zu treffen pflegte. Vergleiche im übrigen S. 49 bis S. 54 und S. 92 bis S. 94.

220. Der Einfluss des Lichtes auf den Bau der Laubblätter ist sehr gross. Da starke Bestrahlung beinahe immer mit Trockenheit der Luft einhergeht, oder doch erhöhte Verdunstung hervorruft, so ist es schwierig, die Wirkungen von starkem Licht und von Trockenheit auseinander zu halten. Der Einfluss des Lichtes wird namentlich aus dem folgenden deutlich.

1. Die Palisadenzellen treten bei dorsiventralen Blättern (siehe S. 266) immer an der gegen das Licht gewendeten Seite auf; das darunter liegende Schwammparenchym, dessen Chlorophyllkörner die Fähigkeit haben, Flächenstellung einzunehmen, ist offenbar der schwächeren Belichtung, welcher es in seiner Stellung an der Unterseite des Blattes ausgesetzt ist, angepasst. Dass ganze Sprossachsen dorsiventral werden und Palisadengewebe an der Lichtseite ausbilden können, sehen wir z. B. bei Thuja und Thujopsis.

2. Das Palisadengewebe wird bei Blättern, welche sich in starkem Sonnenlichte entwickeln (Sonnenblättern), mächtiger als bei Blättern der gleichen Art, welche in schwächerem Lichte herangewachsen sind (Schattenblätter). Diese Erscheinung lässt sich bei vielen Pflanzen, besonders Dikotylen, z. B. der Buche (Fagus), der Erdbeere und manchen andern beobachten. Die Schattenblätter (Fig. 362 B) sind dünner, sie bestehen aus weniger vielen Zellschichten, die Palisaden sind nicht typisch entwickelt, und es treten verhältnismässig zahlreiche und grosse Intercellularräume auf; die Zellwände der Epidermis sind dünn. Die Sonnenblätter (Fig. 362 A) dagegen sind dicker als die Schattenblätter der gleichen Art; sie führen mehr Zellschichten, besonders von Palisadenzellen, welche noch dazu höher sind als beim Schattenblatt. Es sind weniger Intercellularräume vorhanden und die Wände der Epidermis sind dicker und stark cutinisiert. Viele Arten sind in solchem Grade plastisch, dass sie ihre Blätter den jeweiligen Verhältnissen anpassen können; zu diesen gehört die Buche, welche damit bedeutende Vorteile in ihrem Konkurrenzkampfe mit der Eiche besitzt. Natürlich werden nur die noch in der Entwickelung begriffenen Blätter der Belichtung angepasst. Die sog. Licht- und Schattenmerkmale der Blätter sind jedenfalls teilweise schon in der Knospenlage, also bei Holzgewächsen (z. B. Buche) schon im Jahre vor der Entfaltung der Blätter vorhanden (Nordhausen); das Licht fördert also nur mehr oder weniger die quantitative Ausbildung des Palisadengewebes. Bei Pflanzenarten von schattigen feuchten Standorten, z. B. Oxalis Acetosella, den meisten Farnen und manchen anderen Pflanzen, besitzen die Blätter ganz den Bau der Schattenblätter; die Palisaden fehlen vollständig, und solche Pflanzen kommen

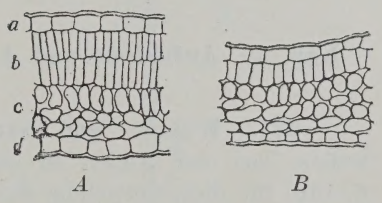


Fig. 362. Querschnitte durch Erdbeerblätter (*Fragaria*). *A* Sonnenblatt; *B* Schattenblatt; *a* und *d* Epidermis der Ober- und Unterseite; *b* Palisadenparenchym; *c* Schwammparenchym. (Dufour.)

an sonnbeschienenen Stellen nicht oder nur schlecht fort. Die Blätter immergrüner Pflanzen zeigen gewöhnlich den Typus der Sonnenblätter; diese Einrichtung kann sie vermutlich im Winter resp. in der Trockenzeit, wenn die sommergrünen Arten ihr Laub abwerfen, gegen starke Verdunstung schützen.

3. Endlich wird der Einfluss des Lichtes darin deutlich, dass aufrecht stehende Blattspreiten in der Regel isolateral sind (Fig. 334, S. 268); das Palisadengewebe ist dann gleichmässig auf beide Seiten verteilt, z. B. bei Lactuca Scariola, Eucalyptus globulus sowie bei Phyllodien. Auch das Hautgewebe ist hier an beiden Seiten gleich. Die Verschiedenheiten im Bau des dorsiventralen und des isolateralen Blattes hängen damit zusammen, dass das dorsiventrale Blatt einseitig, das isolaterale Blatt allseitig belichtet wird.

Die Ursachen für die hier besprochenen anatomischen Verhältnisse sind viel umstritten. Stahl und andere suchen sie durch die Einwirkung des Lichtes zu erklären und sehen die Palisadenzellen als besonders an starkes Licht angepasst an. Andere legen das Hauptgewicht auf die Verdunstung: die Palisadenzellen bilden ein verhältnismässig dichtes Gewebe mit zweifellos geringerer Verdunstung. Endlich hat Haberlandt die Theorie aufgestellt, dass hier das Princip der Stoffleitung auf kürzestem Wege formbestimmend mitgewirkt habe (siehe jedoch S. 267), und dass die senkrechte Stellung der Palisaden zur Oberfläche die Durchleuchtung am wenigsten störe. In der Tat assimilieren von der Unterseite belichtete dorsiventrale Blätter viel geringere Mengen von Kohlensäure, als wenn sie von der Oberseite, durch welche das Licht leichter eintritt, bestrahlt werden (Boussingault).

Kap. 35. Aufnahme und Assimilation der übrigen anorganischen Nährstoffe.

221. Wasser- und Sandkulturen. Zur Beantwortung der Frage, welche von den vielen in der Pflanze vorkommenden Elementen (vergl. S. 143) für diese notwendig sind, hat man Pflanzen entweder in destilliertem Wasser, in welchem verschiedene Stoffe gelöst oder aufgeschlemmt waren, in Wasserkulturen, oder in künstlichem Boden, gewöhnlich Sand, vermischt mit den Stoffen, deren Bedeutung man untersuchen wollte, in Sandkulturen gezogen.

Versuche mit Wasserkultur werden in der Regel in folgender Weise ausgeführt: Keimpflanzen oder Stecklinge der betreffenden Pflanze werden mit trocken zu haltender Watte in einem durchbohrten, der Länge nach durchschnittenen Kork, welchen man direkt auf ein passendes Glasgefäss setzt, oder in einen Deckel von lackiertem Blech befestigt, welcher auf die zu benützenden Behälter, z. B. Einmachgläser von 2—4 Liter Inhalt, gelegt wird (Fig. 363). Die verwendete Flüssigkeit darf nur eine sehr verdünnte Lösung sein, da die Wurzeln sonst erkranken. Im allgemeinen werden 0,5 bis 1,5 g feste Bestandteile auf den Liter am günstigsten sein. — Von den zahlreichen Vorschriften für Nährlösungen für grüne Pflanzen mag als Beispiel die folgende angeführt werden:

4 Gewichtsteile	salpetersaurer Kalk	gelöst in 5000 bis 15000 Teilen dest. Wasser.
1 Gewichtsteil	salpetersaures Kalium	
1 „	kristall. schwefelsaures Magnesium . . .	
1 „	phosphorsaurer Kalk (Monokaliumphosphat)	

Zu jedem Liter dieser Nährlösung wird 1 Tropfen concentrierter Eisenchloridlösung zugesetzt. Wenn nach und nach die Flüssigkeit, besonders infolge von Verdunstung durch die Pflanze, abnimmt, so wird mit Wasser nachgefüllt. Ab und zu bläst man Luft durch die Flüssigkeit, auch muss diese letztere von Zeit zu Zeit erneuert werden. Am besten lässt man die Wurzeln sich im Dunkeln entwickeln, z. B. in der Weise, dass man die Gläser mit schwarzem Papier umwickelt. Destilliertes Wasser kann manchmal eine eigentümlich giftige Wirkung auf die Wurzeln ausüben; meist beruht diese

Fig. 363. Wasserkulturen mit Gerste. In *d* „normale" Nährlösung; in *c* waren $^2/_3$ und in *b* $^9/_{10}$ der salpetersauren Salze durch schwefelsaure und phosphorsaure Salze ersetzt; *a* enthielt gar keine Salpetersäure (noch auch andere Stickstoffverbindungen), wohl aber alle übrigen zur normalen Nährlösung gehörenden Salze. (W. Johannsen.)

Erscheinung auf der Gegenwart von Spuren von Kupfer u. dergl. aus den Destillationsapparaten. — Will man untersuchen, ob ein Stoff für die Pflanze notwendig ist oder welche Bedeutung er für diese besitzt, so lässt man ihn in der Flüssigkeit einiger Behälter weg und gibt ihn bei anderen in verschiedenen Mengen zu, so dass man sich auf eine ganze Reihe von Versuchen stützen kann. In dieser Weise hat man sowohl nachweisen

können, welche Elemente für die Pflanze unbedingt notwendig sind, als auch in welchen Verbindungen sie am besten assimiliert werden.

Zu Sandkulturversuchen benützt man ausgeglühten und mit Salzsäure ausgewaschenen Quarzsand (seltener Bimsstein u. dergl.), welcher mit den zu verwendenden Stoffen gemischt und mit ungefähr $^3/_5$ derjenigen Wassermenge befeuchtet wird, welche überhaupt vom Sande aufgenommen werden kann. Dieser wird dann in Glas- oder Steingutgefässe gebracht, auf deren Boden man zuvor der besseren Durchlüftung wegen einige Steine gelegt hat.

Abgesehen von älteren, unvollkommenen Versuchen ist die Wasserkulturmethode namentlich zu Beginn der sechziger Jahre des vorigen Jahrhunderts von Knop und Sachs, die Sandkulturmethode von Hellriegel ausgearbeitet worden. Die Lehre von den mineralischen Nährstoffen hat sich im ganzen in engem Anschluss an die Ackerbaulehre entwickelt, und besonders Liebig hat sich auf diesem Gebiete grosse Verdienste erworben.

222. Die notwendigen Elemente. In allen bisher angestellten Versuchen hat sich gezeigt, dass die Pflanzen nicht fortkommen können, wenn ihnen nicht als Nahrung folgende Elemente in einer für die Pflanze verwendbaren Form geboten werden: Wasserstoff, Sauerstoff, Kohlenstoff und Stickstoff, ferner Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen. Diese zehn Elemente resp. deren assimilierbare Verbindungen sind also für die Pflanzen notwendig, zum wenigsten für alle höheren Pflanzen.

Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff werden, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, von den grünen Pflanzen hauptsächlich als Kohlensäure, d. h. Kohlensäure-Anhydrid und Wasser assimiliert. Chlorophylllose Pflanzen dagegen bedürfen notwendigerweise organischer Stoffe, abgesehen von den seltenen Fällen chemosynthetischer Kohlensäureassimilation. Die Assimilation organischer Verbindungen wird im Kap. 37 behandelt.

Der Stickstoff wird von den grünen Pflanzen besonders durch Assimilation von Salpetersäure und Ammoniak aus dem Erdboden gewonnen. Der freie Stickstoff der Luft kann in bestimmten Fällen, und zwar mit Hilfe von Mikroorganismen, verwertet werden (§ 224).

Die übrigen notwendigen Elemente, welche wir in den Aschebestandteilen wiederfinden, werden aus der Erde resp. aus dem Wasser aufgenommen.

223. Sowohl **Salpetersäure** als **Ammoniak** können assimiliert werden; doch ist die Salpetersäure in den allermeisten Fällen leichter assimilierbar, während die Ammoniaksalze nur in schwächerer Concentration vertragen werden. Da das Ammoniak im Erdboden meist zu Salpetersäure umgebildet wird (S. 299), darf man behaupten, dass die Salpetersäure die Hauptquelle für den Stickstoffgehalt der meisten Pflanzen abgibt. — Solche Pflanzen indessen, welche sumpfigen Boden, in dem Salpetersäurebildung unmöglich ist, bewohnen, eignen sich, wie es scheint, besser zur Ammoniak-Assimilation, z. B. Arten von Reis. Der geringe Gehalt der Luft an Ammoniak kann im übrigen, wie es scheint, ebenfalls von der Pflanze ausgenutzt werden, hat aber kaum grössere Bedeutung. Die salpetersauren Salze lassen sich sehr oft durch Wurzeln und Sprossen

achse aufwärts bis in die Blätter hinein verfolgen, wo sich vorzugsweise die Assimilation der Salpetersäure abspielt. Bestimmte krautige Pflanzen häufen Salpeter in den Geweben an; so enthalten z. B. Runkelrüben oft bedeutende Mengen Salpeter. Hierher gehören auch Tabak, gewisse Disteln (Cnicus benedictus), Brennesseln, manche Halophyten u. a. Diese „Salpeterpflanzen" bilden nicht selbst Salpetersäure, sondern nehmen sie in Form von Salzen aus dem Boden auf (vergl. S. 175).

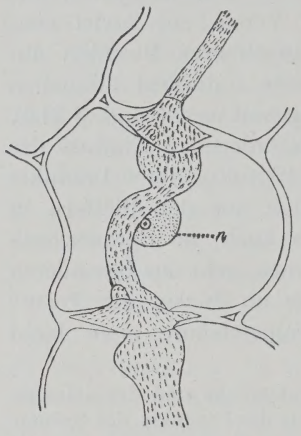
Belichtung begünstigt in hohem Masse die Assimilation von Salpetersäure und Ammoniak, welche indessen keineswegs an die Gegenwart von Chlorophyll gebunden ist. Vielleicht ist das Licht bei diesen Prozessen für einige höhere Pflanzen unbedingt notwendig; ganz allgemein genommen aber ist das jedoch durchaus nicht der Fall, und bei Schimmelpilzen beispielsweise ist die Mitwirkung des Lichtes nicht notwendig. Im übrigen widersprechen sich einige Resultate in den vorliegenden Versuchen; soviel aber scheint sicher zu sein, dass die am stärksten brechbaren Strahlen am günstigsten wirken (Laurent). Der Inhalt des Blattes unterliegt ähnlichen täglichen periodischen Schwankungen wie sein Stärkegehalt usw. (vergl. § 213), und diese Schwankungen stimmen gut mit dem befördernden Einfluss des Lichtes auf die hier besprochenen Vorgänge überein (Suzuki), deren Produkte ebenso wie die Produkte der Kohlensäureassimilation aus den Blättern in die Sprossachse fortgeschafft werden. Dass jedoch auch die Sprossachsen und sogar die Wurzeln Salpetersäure assimilieren können, geht aus besonderen Versuchen hervor (Müller-Thurgau u. a.); je reicher an Zucker die Organe sind, desto leichter wird, wie es scheint, die Salpetersäure ohne Licht assimiliert.

Wahrscheinlich werden bei der Assimilation des Ammoniaks und der Salpetersäure Amidokörper gebildet, welche später unter Mitwirkung der Produkte der Kohlensäureassimilation sowie von Schwefelsäure zur Synthese der Eiweissstoffe verwendet werden. Mehrere grüne Pflanzen, z. B. Lemna, können sogar im Dunkeln Eiweiss aus Asparagin oder Glutamin bilden, wenn ihnen Traubenzucker und Mineralstoffe zur Verfügung stehen; das Licht beschleunigt im übrigen auch solche Prozesse (Pfeffer, Schulze, Hansteen u. a.). — Möglicherweise ist bei gewissen Pflanzen (Pangium edule) das Auftreten von Blausäure oder eines verwandten Körpers als erster Schritt der Ammoniak-Assimilation aufzufassen (Treub). Aus alledem geht hervor, dass sich die verschiedenen Pflanzenarten mit Hinblick auf die Bedingungen für die Assimilation der Stickstoffverbindungen und deren Verlauf verschieden verhalten (vergl. auch Kap. 37).

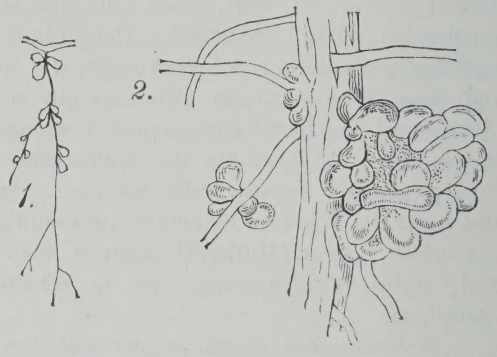
224. Die Assimilation des freien Stickstoffs. Eine Reihe von verschiedenen Mikroorganismen ist imstande, freien Stickstoff aus der Luft zu assimilieren. Das ist mit Sicherheit nachgewiesen für einen Teil der in der Erde lebenden, teils anaëroben (Clostridiumformen), teils aëroben Bakterien (Winogradsky, Mazé). Sie können ausschliesslich aus freiem Stickstoff ihren Gesamtgehalt an stickstoffhaltigen Körpern produzieren, wenn ihnen nur reichlich Zucker und die notwendigen Aschebestandteile geboten werden. Für bestimmte anaërobe Formen scheint freier Stickstoff sogar durchaus notwendig zu sein. Ob mehrere Schimmelpilze wie Penicillium- und Aspergillusarten freien Stickstoff assimilieren können (Purjevitsch), ist zweifelhaft. Diese Eigenschaft kommt auch verschiedenen niederen Algen, denen man sie früher zugeschrieben hat, nicht zu; wohl aber ist

nachgewiesen worden, dass z. B. gewisse Nostocarten, in Symbiose mit den oben genannten Erdbakterien, aus der Stickstoff bindenden Tätigkeit dieser letzteren Nutzen ziehen können.

Die Leguminosen und gewisse andere höhere Pflanzen nützen in eigentümlicher Weise die Tätigkeit solcher Erdbakterien aus und nehmen damit eine Sonderstellung ein. Die in Frage kommenden, stets aëroben Bakterien dringen durch die Haare in die jüngsten Teile der Wurzeln oder Wurzelverzweigungen, vielleicht in Form von Schwärmzellen ein, und die Bakterien durchwachsen dann in strangförmigen schleimigen Kolonien (Fig. 364) die Zellen, welche auf den Reiz durch lebhafte Teilungen



364



365

Fig. 364. Strangförmige Bakterienkolonie aus einem in Bildung begriffenen Wurzelknöllchen an der Wurzel der Erbse (ca. $^{650}/_{1}$). *n* Zellkern. Das Cytoplasma ist in der Figur nicht wiedergegeben. (Prazmowsky.) — Fig. 365. Wurzelknöllchen an Leguminosenwurzeln. *1.* Wurzelfaser des roten Klees; *2.* Stück einer Wurzel der Saubohne, schwach vergrössert. (E. Rostrup).

reagieren. So kommen knollenförmige Anschwellungen (Fig. 365) unter verschiedenen, je nach der Art etwas wechselnden Formen zustande; oft sind sie unregelmässig verzweigt und scheinbar zusammengesetzt. Sie sind von sehr verschiedener Grösse; bei der Lupine und Saubohne (Faba vulgaris) können sie besonders an der Hauptwurzel fast wallnussgross werden, bei den Kleearten bleiben sie meist nur klein. Die Bakterien sind ausschliesslich auf die Knollen beschränkt und verbreiten sich nicht in der Pflanze. Jede Knolle ist das Resultat einer rein lokalen Infektion (Zinsser). Die Wurzelknollen treten in der Natur bei allen Leguminosen-Arten auf und sind in allen Zonen verbreitet. Die Tatsache, dass die Leguminosen durchgehends reich an Eiweissstoffen sind, steht offenbar im Zusammenhang mit dieser ihrer besonderen Stickstoffquelle. Die Knollen sind mit Kork bekleidet, welcher indessen, wenigstens bei einigen Arten, Intercellularräume führt. In der Mitte der ausgewachsenen Knollen findet sich gewöhnlich ein charakteristisches, rot gefärbtes Gewebe von dünnwandigen Zellen

(Fig. 366), welche mit Bakterien vollgepfropft sind; die Bakterien liegen nach Auflösung der Schleimstränge der Kolonien frei in der Zelle. Sie besitzen mehr oder weniger abnorme Formen und sind unter anderem zu runden oder unregelmässig verzweigten Bildungen angeschwollen, welche man, bevor ihre Natur bekannt war, als Bakteroïden bezeichnete. Wenn die Knollen, wie z. B. bei einjährigen Leguminosen während der Samenreife, zugrunde gehen, bilden die meisten Bakteroïden, welche nun nicht mehr

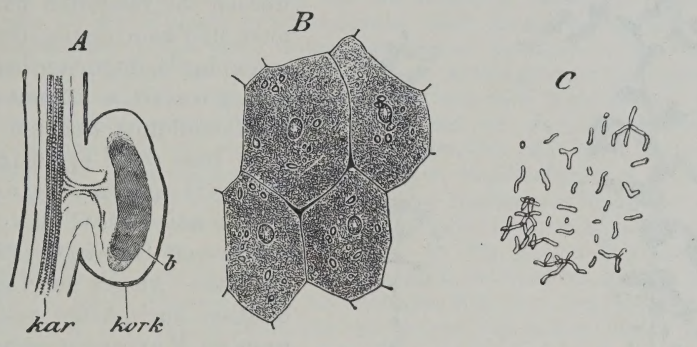


Fig. 366. *A* Längsschnitt aus einem jüngeren Wurzelknöllchen der Lupine, schwach vergrössert. *kar* die Gefässbündel der Wurzel; *kork* Korkgewebe; *b* die mittlere Partie des Knöllchens. *B* Vier Zellen aus der mittleren Partie (ca. $^{250}/_{1}$). Neben dem Zellkern und einigen Stärkekörnern erscheint der ganze Zellraum von Cytoplasma mit „Bakteroïden" ausgefüllt. *C* Bakteroïden (ca. $^{1100}/_{1}$). (*A* nach Tschirch, *B* und *C* nach Frank.)

der Einwirkung lebenskräftiger Zellen unterworfen sind, wieder normale Formen (Hiltner) und diese letzteren können nun aus der Erde wiederum in die Wurzeln junger Pflanzen eindringen. Die Bildung von Bakteroïden wird wahrscheinlich durch die Säuren des Zellsaftes hervorgerufen; man hat wenigstens durch Züchtung von Bakterien in sauren Nährflüssigkeiten ähnliche, offenbar krankhafte Formen erhalten. Gelegentlich findet man auch Knollen, in deren Zellen der Schleim der Bakterienkolonien nicht zur Auflösung kommt und in welchen dann auch keine Bakteroïden auftreten. Von diesen sogenannten „unwirksamen Knöllchen" hat die Leguminose keinen Nutzen; der von den Bakterien assimilierte Stickstoff verbleibt in den Kolonien, vorzugsweise wohl im Schleim (Mazé).

Wie es scheint, sind es nur Varietäten ein und derselben Bakterienart (Bacterium radicicola Beijerinck) oder doch verwandte Formen, welche bei den verschiedenen Leguminosenarten Knollenbildung verursachen; man unterscheidet so zwischen Lupinen-, Erbsen-, Wicken- und anderen Bakterien, welche jeweils am leichtesten die zugehörige Leguminosenart befallen, aber auch durch Anpassung auf andere Arten einzuwirken vermögen (Hiltner). Die Knollenbildung lässt sich dadurch verhindern, dass man die Bakterien von den Kulturen ausschliesst (Fig. 367); will man mit Sicherheit Knollenbildung hervorrufen, so braucht man nur zu den Kulturen Erde oder einen kalt zubereiteten Auszug von solcher Erde zuzusetzen, in welcher die betreffenden Leguminosen gedeihen können; in solcher Erde finden sich

immer die entsprechenden Bakterien, deren Fähigkeit in die Wurzeln einzudringen und typische Knollenbildung hervorrufen allerdings sehr verschieden gross ist. Auch mit Reinkulturen derartiger Bakterien kann man operieren. Solche Reinkulturen sind im Handel käuflich („Nitragin") und müssen selbstverständlich kräftig wirkende Formen enthalten. Durch Kochen werden die Bakterien natürlich getötet, und wenn man zu den Kulturen einen abgekochten (sterilisierten) Erdauszug zusetzt, so kommt auch keine Knollenbildung zustande.

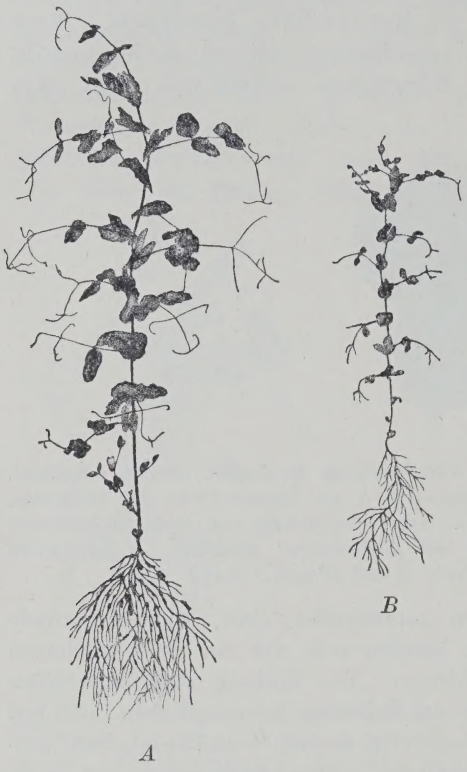


Fig. 367. Junge Erbsenpflanzen, in Erde ohne Stickstoffverbindungen gezogen. *A* mit Zusatz von Bacterium radicicola; es sind Wurzelknöllchen entstanden und die ganze Pflanze gedeiht unter Verwertung von freiem Stickstoff. *B* ohne Bakterien; die Wurzelknöllchen sind ausgeblieben und die Pflanze leidet „Stickstoffhunger". (Errera und Laurent.)

Dass die Leguminosen mit Wurzelknollen imstande sind, freien Stickstoff zu verwerten, wurde von Hellriegel (1886) nachgewiesen. Ausser den Leguminosen besitzen auch Arten von Elaeagnaceen, Myricaceen und Alnus in gleicher Weise die Fähigkeit der Nutzung freien Stickstoffs, und all diese Pflanzen führen Wurzelknollen von ähnlicher Natur wie die der Leguminosen. Podocarpus hat ebenfalls Wurzelknollen mit der gleichen Funktion; hier soll aber ein Pilz mitwirken (Hiltner). Wo die Knollen fehlen, ist bei höheren Pflanzen niemals Assimilation von freiem Stickstoff nachgewiesen worden. Diese Assimilation wird durch die Knollenbakterien besorgt und geschieht hier offenbar deshalb so leicht, weil von der Wirtspflanze Zucker in reichlicher Menge geliefert wird. Wie wir oben gesehen haben, begünstigt Zucker die Tätigkeit der Stickstoff assimilierenden Mikroorganismen. Man hat angenommen, dass die Bakteroïden später zugrunde gehen und von der Pflanze verdaut werden, so dass die letztere einen unmittelbaren Nutzen von ihnen habe; das geschieht jedoch nur in geringem Masstabe. Im Laufe der Vegetationsperiode nimmt die Pflanze um ein vielfaches mehr Stickstoff auf, als in der gesamten Masse der Knollen vorhanden ist, und obendrein sterben die meisten Bakteroïden gar nicht ab. Immerhin müssen sie also auf die eine oder andere Weise den grössten Teil ihrer Produktion an die Leguminose abgeben. Je reicher die Erde an

leicht zugänglichen Stickstoffverbindungen, besonders Salpeter, ist, um so schwächer ist gewöhnlich die durch die Knollenbakterien hervorgerufene Stickstoffbindung; diese letztere gewinnt daher ihre grösste praktische Bedeutung in mageren Böden (Heiden, Sandboden, Moorkultur).

Zwischen der Leguminose und den Bakterien scheint eine Art Kampf sich abzuspielen (Nobbe). Züchtet man z. B. Erbsenbakterien in Reinkultur in einem Dekokt von Erbsenblättern, so werden die Bakterien in dieser günstigen Nährlösung gekräftigt. Lässt man nun solche Bakterien auf Erbsenwurzeln einwirken, so bilden sich wohl Knollen; man findet jedoch in diesen nur unveränderte Bakterien, welche dann gewissermassen in den Wurzeln schmarotzen, ohne ihnen von Nutzen zu sein. Ähnliche Verhältnisse lassen sich beobachten, wenn gewöhnliche Wurzelknollenbakterien in die Wurzeln von sehr verhungerten Erbsenpflanzen gelangen. Hier werden nämlich die Knollen verhältnismässig gross; erst nach längerer Zeit, wenn die Erbsenpflanze allmählich wieder zu Kräften gekommen ist, werden die Bakterien zu Bakteroiden umgewandelt und von der Pflanze ausgenützt, und diese letztere erzielt nun mit Hilfe der eingewanderten Bakterien gute Stickstoffausbeute. — Ist eine Leguminose mit Bakterien, welche gut entwickelte Knollen mit Bakteroidenbildung hervorrufen, infiziert, so führt eine spätere Infektion mit den gleichen oder mit schwächeren Bakterien nicht zur Knollenbildung an den jungen Wurzelteilen. Die Pflanze wird durch die erste Infektion unempfänglich (immun) für spätere Infektion, wenn es sich bei dieser letzteren nicht um kräftigere Bakterien handelt (Hiltner). Es werden vielleicht in den Knollen Stoffe gebildet, welche sich in der Pflanze verbreiten und das Eindringen von weiteren, besonders von schwächeren Bakterien verhindern. Alle die eben angeführten Beobachtungen, welche indessen noch weiterer Untersuchungen bedürfen, zeigen, wie verwickelt die Beziehungen zwischen Bakterien und Wirtspflanzen sind.

Da in natürlichem Erdboden sehr verschiedenartige Mikroorganismen sich vorfinden, welche zum Teil imstande sind, freien Stickstoff zu binden, zum Teil aber auch gerade Stickstoff ausscheiden (vergl. S. 327), so ist leicht verständlich, dass Versuche mit höheren Pflanzen in Erde oft einander widersprechende Resultate geben und dass einzelne Forscher haben annehmen können, es seien auch verschiedene andere, nicht knollenbildende Pflanzen (Senf, Buchweizen u. a.) imstande, etwas freien Stickstoff zu assimilieren; die genannten Pflanzen besitzen indessen diese Fähigkeit nicht.

Abgesehen von den Versuchen von George Ville aus der Mitte des 19. Jahrhunderts, welche keinen Glauben fanden und im Widerspruch mit Boussingaults Kulturen standen (1855), aus welchen hervorging, dass die Leguminosen für sich alleine keinen freien Stickstoff assimilierten, waren es teils Erfahrungen aus der landwirtschaftlichen Praxis (Schulz-Lupitz), welche bestimmt auf eine Sonderstellung der Leguminosen hinwiesen, teils und ganz besonders die Arbeiten von Hellriegel (1886—88), welche Klarheit brachten. Weiter sind zu nennen Prazmowsky (1890), Laurent und Schloesing (1892), Hiltner, Nobbe, Beijerinck, Winogradsky, Mazé und andere.

225. Die **Aschenbestandteile** werden aus dem Erdboden durch Vermittlung der Wurzeln aufgenommen.

Der Schwefel ist ebenso wie der Stickstoff ein Bestandteil der Eiweissstoffe; er kommt jedoch auch in anderen Verbindungen bei den Pflanzen vor, z. B. in schwefelsauren Salzen, und bei zahlreichen Arten (Cruciferen, Allium-Arten u. a.) sind schwefelhaltige, scharfe, flüchtige Öle verbreitet. Grüne Pflanzen entnehmen schwefelsauren Salzen den notwendigen Schwefel. Schweflige Säure, Schwefelwasserstoff und die löslichen schwefligen Metallverbindungen wirken giftig. Eine Sonderstellung nehmen die sog.

Schwefelbakterien (Thiobakterien) ein. Unter dieser gemeinsamen Bezeichnung fasst man zahlreiche Bakterien von sehr verschiedenem Aussehen zusammen, welche in ihrem Protoplasma kleine Schwefelkörnchen ablagern (Fig. 368). In Schwefelwasserquellen, in Sümpfen oder stagnierenden Wässern, in denen Schwefelwasserstoff entsteht, treten sehr allgemein fadenförmige, gewöhnlich farblose Schwefelbakterien (Arten von Beggiatoa) auf, und an flachen Küsten, wo im Sommer besonders aus faulenden Tangen Schwefelwasserstoff frei wird, finden sich besonders rote Schwefelbakterien (Purpur-Schwefelbakterien) in den verschiedensten Formen, rund, langgestreckt, schraubenförmig usw.; oft erscheinen sie in so ungeheuren Mengen, dass sich die Küste zu manchen Zeiten auf weite Strecken hin rot färbt. Die Schwefelbakterien sind nicht die Ursache für die Bildung des Schwefelwasserstoffs, welcher im Gegenteil, so weit er überhaupt durch die Tätigkeit von Mikroorganismen hervorgerufen wird, anderen Arten seine Entstehung verdankt (vergl. Kap. 38); dagegen verwenden die Schwefelbakterien den Schwefelwasserstoff als notwendige Nahrung und oxydieren ihn zu Schwefel (und Wasser: $2\,H_2S + O_2 = S_2 + 2\,H_2O$), welcher im Cytoplasma abgelagert wird (Winogradsky). Der Schwefel dient als eine Art von Vorratstoff, welcher wohl bei den Abbauprozessen, wenigstens zum grossen Teile, organischen Stoff zu erstatten vermag.

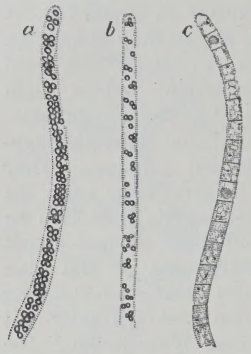


Fig. 368. Schwefelbakterien (*Beggiatoa alba*). *a* mit reichlichem Inhalt an Schwefelkörnern; *b* nach einem Tage Aufenthalt in schwefelwasserstofffreier Flüssigkeit, die Schwefelmenge hat deutlich abgenommen; *c* nach dreitägigem Aufenthalt in schwefelwasserstofffreier Flüssigkeit: der Schwefel ist vollkommen verschwunden, die Querwände und die Vakuolen treten deutlich hervor; die Zellen sind ganz verhungert. (Winogradsky.)

Später wird nämlich der Schwefel weiter zu Schwefelsäure oxydiert, welche ausgeschieden und dann durch die kohlensauren Salze des Wassers neutralisiert wird; fehlt der Schwefelwasserstoff, so wird der ganze Vorrat von Schwefel bald verbraucht und die Bakterien gehen zugrunde. Die Schwefelbakterien können durch ihre Beziehung zum Schwefelwasserstoff organischen Stoff völlig oder beinahe vollständig entbehren; die meisten natürlichen Schwefelwässer sind ja auch äusserst arm an organischen Stoffen. Der Farbstoff der roten Schwefelbakterien (Bacteriopurpurin) hat, wie es scheint, eine ähnliche Bedeutung wie das Chlorophyll insofern, als man diesen Bakterien die Fähigkeit zuschreibt, im Lichte Kohlensäure zu assimilieren (Engelmann); doch wird diese Annahme bestritten.

Im Innern gewisser Pilze (Penicillium) erscheinen in schwefelsäurereichen Kulturflüssigkeiten schwefelhaltige Tropfen (Jönsson).

Phosphor kommt in der Pflanze teils als Bestandteil bestimmter stickstoffhaltiger Stoffe, z. B. Nucleïne, Lecithin u. a., teils in phosphorsauren Salzen vor. Diese letzteren sind die stetigen Begleiter der Eiweissstoffe.

Die Pflanzen entnehmen ihren Phosphor phosphorsauren Salzen; doch kann auch Lecithin usw. assimiliert werden. Da Phosphate im Erdboden oder im Meerwasser nicht in besonders reichlichen Mengen vorkommen, so sind die Pflanzen sehr sparsam in Beziehung auf Phosphor und häufen stets in Speicherorganen phosphorhaltige Stoffe auf.

Kalium kommt besonders in Form von Kalisalzen vor und erscheint in reichlichen Mengen in Speicherorganen. Besonders kalireiche Asche haben Kartoffeln, Rüben, Tabak, die Weinrebe und manche andere Pflanzen mit reichem Gehalt an Kohlehydraten. Schwefelsaures, salpetersaures oder phosphorsaures Kalium, zum Teil auch Chlorkalium, sind die zur Assimilation am besten geeigneten Salze. Kohlensaures Kalium kann infolge seiner alkalischen Reaktion schädlich wirken; Schwefelkalium ist giftig.

Calcium kommt besonders in Form von Kalksalzen in der Pflanze vor; über das Auftreten von oxalsaurem und kohlensaurem Kalk haben wir auf S. 150 und S. 170 eingehender gesprochen. Die grünen Blätter zeigen gegenüber den Kalksalzen ein eigentümliches Verhalten. Je älter die Blätter werden, desto reicher sind sie an Kalksalzen, so dass die Kalkmenge zur Zeit des Laubfalles oft sehr gross ist. Da der Erdboden in der Regel verhältnismässig reich an Kalksalzen ist, so dürfen wir annehmen, dass beispielsweise ein grosser Teil der Salpetersäure als Kalksalz bis in die Blätter hineingelangt. Der Kalk wird in den Blättern zum grössten Teile durch Oxalsäure gebunden, während die Salpetersäure allmählich assimiliert wird. Ähnlich verhält es sich unzweifelhaft mit anderen Kalksalzen, und da oxalsaurer Kalk gewöhnlich nicht wieder zur Auflösung gelangt, so wird leicht verständlich, dass die Blätter nach und nach immer grössere Mengen davon anhäufen.

In Speicherorganen werden Kalksalze nur in geringen Mengen abgelagert; der Erdboden bietet den jungen Pflanzen meist genügend Kalksalze. Der Kalk scheint keine grosse, unmittelbare Bedeutung für das Leben zu besitzen; junge Gewebe enthalten oft kaum nachweisbare Mengen von Kalk und eine Anzahl von niederen Pilzen und gewissen Algen, z. B. Ulothrix u. a. lassen sich sogar ohne Kalk züchten. Calcium wird von den Pflanzen in Form von löslichen Kalksalzen aufgenommen; Chlorcalcium ist hierzu wenig geeignet, Schwefelcalcium ist giftig.

Bei einigen Familien findet sich nur selten oder gar nicht oxalsaurer Kalk, dagegen oxalsaures Kalium u. a., so z. B. ausser bei Moosen und Farnen namentlich bei den Gräsern; diese Pflanzen neigen, wie es scheint, unter natürlichen Verhältnissen nicht dazu, grössere Mengen von Kalk aufzunehmen. Andere Pflanzenarten dagegen nehmen besonders viel Kalk auf, so z. B. Tabak, manche Cruciferen, manche Leguminosen, ferner Hanf, Hopfen u. a. Über Cystolithen siehe S. 170.

Über die Bedeutung des Magnesiums für die Pflanze wissen wir nichts; es ist auch für niedere Pilze und Algen unentbehrlich.

Eisen. Bei Eisenmangel bleibt die Chlorophyllbildung aus; diese sogenannte Bleichsucht (Chlorose) lässt sich heilen, wenn rechtzeitig Eisensalze gegeben werden. Allerdings ist das Chlorophyll, wie wir es darstellen, eisenfrei, es ist indessen wahrscheinlich, dass dieses Produkt in der

Pflanze einen Teil eines eisenhaltigen Körpers von höherer Zusammensetzung bildet. Aber auch für chlorophyllose Pflanzen ist Eisen notwendig; (es sei hier bemerkt, daß die bei gewissen Pflanzenarten normal auftretenden weissen Sprosse (Acer Negundo) oder panachierten Blätter mit Eisenmangel nichts zu tun haben). Eisenoxydulverbindungen wirken häufig giftig. — Die sog. Eisenbakterien (Cladothrix und Crenothrix-Arten), lange fadenförmige Organismen, gedeihen gut in eisenhaltigem Wasser; sie oxydieren Eisenoxydul (aus kohlensaurem Eisenoxydul) zu Dioxyd, welches sich als Hydrat in Form einer Scheide an ihrer Peripherie ablagert.

226. Entbehrliche Aschenbestandteile. Chlor, Natrium und Silicium finden sich in allen Pflanzen, welche unter natürlichen Verhältnissen aufwachsen.

Chlor, welches von der Pflanze in Form von Chloriden aufgenommen wird, erscheint reichlich in Strand- und Salzwüstenpflanzen, z. B. in bedeutender Menge in der Asche mehrerer Halophyten. Aber selbst für diese letzteren scheint Chlor nicht unentbehrlich zu sein. Die meisten Kulturpflanzen lassen sich in Wasserkulturen leicht ohne Chloride erziehen, und praktisch genommen kann man Chlor als nicht notwendig bezeichnen. Grosse Chlormengen im Erdboden sind im allgemeinen den Pflanzen schädlich.

Natrium wird in Form von Natronsalzen aufgenommen, hat sich aber selbst für Strandpflanzen, welche bedeutende Mengen von Chlornatrium enthalten, als entbehrlich erwiesen.

Silicium wird in Form von Silicaten aufgenommen. Die meisten Pflanzen enthalten nur geringe Mengen von Kieselsäure in der Asche, bei den Meeresalgen fehlt es z. B. vollständig (Wille); bei anderen, z. B. bei Gräsern, Schachtelhalmen, Diatomeen usw. erscheint Kieselsäure in Menge. Die Kieselsäure wird dann vorzugsweise in den Wänden abgelagert (S. 169) und trägt dazu bei, die betreffenden Pflanzenteile rauh und scharfbrüchig zu machen. Dagegen hilft die Kieselsäure kaum wesentlich bei der Versteifung der genannten Pflanzen mit; diese wird vielmehr hauptsächlich durch die Verholzung in den Festigungsgeweben erreicht. Ob die Kieselsäure besondere Bedeutung für die Diatomeen besitzt, wissen wir nicht.

Von anderen Elementen findet sich besonders Jod in verhältnismässig bedeutenden Mengen in Meeresalgen, aus welchen es im grossen gewonnen werden kann; ferner kommt Fluor, Zink („Galmeipflanzen"), Aluminium, Mangan vor.

Wenn auch alle diese Elemente für die Pflanze entbehrlich sind, so ist damit noch nicht gesagt, dass sie nicht doch nützlich sein könnten. Abgesehen von ihrer Bedeutung für die physikalischen Eigenschaften des Erdbodens können diese Körper dazu beitragen, eine günstige Reaktion im Erdboden zu erhalten; ferner ist es erwiesen, dass die Pflanze, wenn ihr nicht andere Salze zur Verfügung stehen, einer grösseren Menge der unentbehrlichen Aschenbestandteile zu ihrer normalen Entwickelung bedarf, als wenn sie gleichzeitig Natron, Kieselsäure usw. aufnehmen kann.

227. Der Erdboden. Gewöhnliche, natürliche Erde besteht aus drei verschiedenen Bestandteilen, nämlich: 1. feste Teile, grössere und kleinere, teils mineralischer (Steinchen, Sandkörner u. a.), teils organischer Natur (verwesende Reste von Tieren und Pflanzen); 2. Wasser, welches sich zum Teil in den Hohlräumen zwischen den Erdteilen findet, teils den festen Teilen anhaftet, so dass deren Oberfläche von einer Wasserschicht überzogen wird. Im Wasser finden sich verschiedene Stoffe in Lösung. 3. Luft. Die für die Atmung der Wurzeln notwendige Luft wird vertrieben, wenn der Erdboden mit Wasser übersättigt wird, und in diesem Falle sterben die Wurzeln der gewöhnlichen Landpflanzen bald ab, nicht nur direkt wegen

Sauerstoffmangel, sondern meist auch deshalb, weil anaërobe Bakterien schädliche Stoffe produzieren („saure Erde“).

Fig. 369 zeigt eine schematische Darstellung der Zusammensetzung des Erdbodens. Die drei Bestandteile stehen in sehr verschiedenen Mengenverhältnissen zueinander und sind in verschiedener Erde auch von verschiedener Beschaffenheit. Fester Boden mit vielen Steinen setzt dem Vorwärtsdringen der Wurzeln mehr Widerstand entgegen als loser, sandiger oder humöser Boden. Die Verzweigung geht in letzterem Falle leichter vor sich. In zäher, fester Erde wird auch die Luftzufuhr erschwert.

Fig. 369. Schema für die Zusammensetzung des Erdbodens. Links eine jüngere Wurzel, deren Epidermiszellen (*e*) Wurzelhaare (*h*, *h'*) bilden. Die Wurzelhaare wachsen zwischen die festen Bestandteilchen (*N*, *S* usw.) des Bodens hinein. β Wasser; γ, δ usw. Luft. (Sachs).

Absorption. In gewöhnlichem Boden, z. B. in Ackererde, stellt das Bodenwasser meist eine sehr verdünnte Lösung dar, in welcher besonders Kalk und Magnesiumsalze vorherrschen. Selbst bei reichlicher Düngung der Erde behält doch das Bodenwasser eine verhältnismässig schwache Concentration bei oder nimmt sie nach kurzer Zeit wieder an. Diese Regulierung der Concentration beruht auf der Absorption des Bodens. Unter Absorption verstehen wir die Erscheinung, dass die Erde viele, sowohl organische als nichtorganische Körper, wenn sie in Lösung zugeführt werden, festhält, so dass sie sich nicht wieder oder nur durch Auswaschen mit sehr grossen Mengen von Wasser oder durch chemische Mittel ausziehen lassen. Von den Nährstoffen der Pflanzen werden Kali und Phosphorsäure besonders stark absorbiert, ebenso Ammoniak, während Salpetersäure so gut wie gar nicht absorbiert wird und daher leicht aus dem Boden ausgewaschen wird. Die Gründe für die Absorption des Bodens und die dabei mitspielenden Einzelheiten gehören in das Gebiet der Bodenkunde. Für das Pflanzenleben haben die Absorptionserscheinungen vor allem dadurch Bedeutung, dass sie eine gewisse Regulierung der Beschaffenheit des Bodenwassers bedingen. — Die Lösungsfähigkeit des Bodenwassers und die Fähigkeit der Erde, Stoffe zu absorbieren, wirken nämlich einander entgegen, so dass ein gewisses Gleichgewicht eintritt, wenn die gelösten und absorbierten Mengen der einzelnen Körper in einem bestimmten gegenseitigen Verhältnis stehen, welches je nach der Beschaffenheit des Bodens wechselt. Daher kann der Boden bedeutende Vorräte an Nährstoffen enthalten, während das Bodenwasser trotzdem immer nur eine sehr schwache Lösung darstellt (0,02—0,1 % Salze). Diese Verhältnisse sind plötzlichen und

bedeutenden Schwankungen gewöhnlich nicht ausgesetzt, was für eine gleichmässige Wurzeltätigkeit von grosser Bedeutung ist.

228. Humifikation und andere Umsetzungen im Erdboden. In den oberen Schichten des Erdbodens unterliegen die Überreste toter Tiere und Pflanzen, Exkremente und andere organische Stoffe steten Umwandlungen; je nach der Natur der Stoffe und der Möglichkeit der Luftzufuhr spielen sich verschiedene Oxydations-, Gärungs- und Verwesungsprozesse ab. Alle diese Prozesse würden bei Sauerstoffzutritt nach und nach zur vollständigen Zersetzung der organischen Stoffe, also zur Bildung von rein anorganischen Körpern: Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Salpetersäure usw. führen. Indessen häufen sich gewöhnlich bis zu einem gewissen Grade nur teilweise zersetzte Stoffe an, deren Hauptmasse die sog. Humusstoffe bilden. Diese sind in der Regel dunkel gefärbte, kohlenstoffreiche und, wie es scheint, stickstoffhaltige Verbindungen von neutraler oder saurer Reaktion. Die Humusstoffe, welche, so weit sie in grösseren Mengen vorkommen, den Erdboden dunkel färben, unterliegen in gut durchlüfteter Erde ständigen Oxydationsprozessen und würden nach und nach verschwinden, wenn nicht durch immer neue Generationen von Pflanzen und Tieren der Erde stets neue Mengen von organischen Stoffen zugeführt würden, welche teilweise zersetzt werden und wieder Humusstoffe abgeben. Die Prozesse, durch welche die Humusstoffe entstehen, nennen wir Humifikationsprozesse; allem Anschein nach sind sie sehr complicierter Natur. Sowohl Mikroorganismen als auch grössere Lebewesen, z. B. höhere Pilze, Gliedertiere, Regenwürmer u. dergl. können bei der Humifikation mitwirken, und ohne Zweifel spielen auch rein chemische Vorgänge hierbei eine Rolle.

Ist der Erdboden gleichmässig feucht, ohne jedoch stagnierendes Wasser zu enthalten, und der austrocknenden Wirkung von Wind und Sonnenstrahlen nicht allzusehr ausgesetzt, kurz gesagt, von solcher Beschaffenheit, dass er Regenwürmern günstige Lebensbedingungen gewährt, so werden diese letzteren den Humifikationsprozess in hohem Masse beeinflussen. Bis zu einer gewissen Tiefe hinab vermengen sie unaufhörlich die Bestandteile des Bodens, welche beim Passieren des Verdauungskanals der Würmer den von guter Humuserde bekannten rundlichen Regenwurmkot bilden. Durch diese Tätigkeit der Regenwürmer wird der Zutritt der Luft wesentlich erleichtert und damit die Wirksamkeit aërober Mikroorganismen angeregt sowie die Verwitterung der mineralischen Bestandteile des Bodens beschleunigt, so dass ein mit Regenwürmern bevölkerter Boden der Schauplatz lebhafter Umwandlungen ist, welche stetig neue Mengen von Nährstoffen für die Pflanzenwelt schaffen. Ferner wird die Erde von sauer reagierenden Stoffen freigehalten (vergl. unten), und in physikalischer Beziehung bleibt sie in einer namentlich für Kulturpflanzen besonders günstigen Verfassung. So liegen die Verhältnisse beispielsweise im guten humösen Waldboden (P. E. Müller); ähnliche Verhältnisse gelten für Gartenerde und Ackererde, bei welcher jedoch die Bearbeitung und Düngung wesentlich dazu beitragen, der Erde günstige Eigenschaften zu verleihen. In allen diesen Erdarten kann lebhafte Salpeterbildung stattfinden (siehe S. 299).

Fehlt jedoch das durch die Regenwürmer charakterisierte Tierleben, so wird der Erdboden viel unvollkommener durchlüftet. Die Umsetzungen müssen zum grossen Teil ohne Mitwirkung von freiem Sauerstoff geschehen. Infolgedessen tritt hier eine fast ganz durch anaërobe Organismen verursachte, sehr unvollständige Zersetzung der Pflanzenteile und, da die Erdbestandteile nicht miteinander vermischt werden, eine oberflächliche Anhäufung von sauer reagierenden Zersetzungsprodukten in ziemlich

fester und dichter Schicht ein. Eine solche für die meisten kultivierten Pflanzenarten sehr ungünstige „saure" Humifikation ist unter dem Namen Rohhumusbildung von Wäldern und Heiden bekannt und lässt sich nur durch künstliche Bearbeitung und durch Mergeln bekämpfen. In welcher Weise eine Rohhumusschicht die darunter liegende Erde beeinflusst (Ortsteinbildung), wird in der Bodenkunde näher besprochen.

Wo der Erdboden ständig so nass ist, dass die Luft nur geringen Zutritt hat, wie z. B. in Mooren, wird die Humifikation ebenfalls unter Luftabschluss und ohne die vermengende Tätigkeit der Regenwürmer vor sich gehen: diese Torfbildung entspricht in allen wesentlichen Punkten der Rohhumusbildung; sie sind beide saure Humusbildungen, während eigentlich humöser Boden eher neutral oder schwach alkalisch reagiert. Über das Verhalten der Sumpfpflanzen bei der Atmung siehe S. 291.

Wenn also der Sauerstoff keinen Zutritt hat, so wird besonders in Böden, welche an organischen Stoffen reich sind, keine Salpeterbildung eintreten, dagegen werden die stickstoffhaltigen Verbindungen zu Ammoniak usw. verarbeitet. Oft jedoch kann auch Stickstoff aus einem solchen Boden frei werden, welcher also damit wertvolle Pflanzennährstoffe verliert. Eine besonders wichtige Rolle spielen hier die sogenannten salpeterzerstörenden (denitrifizierenden) Bakterien; es sind fakultativ anaërobe Bakterien, welche bei Sauerstoffmangel die Salpetersäure des Bodensalpeters unter Entwickelung freien Stickstoffs reducieren. Je reicher der Boden an organischen Stoffen ist, desto mehr Salpeter wird zerstört; gleichzeitige Verwendung von Stalldünger und Salpeter ist also ungünstig (Hj. Jensen). Über das Vorkommen der Bakterien im Erdboden siehe Kap. 38.

229. Die lösenden Eigenschaften der Wurzeln. Die Wurzeln sind imstande, verschiedene feste Stoffe des Erdbodens zu lösen und dadurch zur Aufnahme vorzubereiten. Schon dadurch, dass die Wurzeln wie alle lebenden Teile der Pflanze Kohlensäure ausscheiden, tragen sie dazu bei, viele Salze, z. B. kohlensauren Kalk und dergl. zu lösen. Namentlich die behaarten Wurzelteile aber besitzen eine besondere lösende Wirkung dadurch, dass sie eine sauer reagierende Flüssigkeit ausscheiden, welche organische Säuren und saure Phosphate enthält. Lässt man junge Wurzeln, etwa von keimenden Samen, an befeuchtetem Lackmuspapier entlang wachsen, so erzeugen sie oft auf diesem rote Streifen; diese rote Farbe verschwindet bei Erwärmen nicht und beruht also nicht bloss auf Kohlensäureausscheidung durch die Wurzel. Feste Körper, mit welchen Wurzelteile mit Wurzelhaaren in Berührung kommen (Fig. 146, S. 99), werden von den erwähnten Ausscheidungen angegriffen und in vielen Fällen leicht zur Lösung gebracht. Legt man Marmorstücke in einen Topf mit Erde, in welcher irgend welche Samen, z. B. Bohnen, ausgesäet sind, so kann man nach Verlauf von einiger Zeit beobachten, dass die Wurzeln die Marmorstücke an manchen Stellen angeätzt haben. Ähnliches lässt sich an manchen Mineralien, an Knochenstücken usw. wahrnehmen. Verschiedene Pflanzenarten sind indessen in verschiedenem Grade mit dieser lösenden Wirkung begabt. Die Wurzeln der Leguminosen lösen gewisse Mineralien besser als Gramineenwurzeln (Prianischnikow), und die Rhizoïden der Flechten greifen sogar harte Steinarten an.

230. Organe für die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen aus dem Boden müssen folgendermassen gebaut sein: a) sie müssen fadenförmig sein, so dass sie bei ihrem Weiterwachsen im Boden sich biegen

und winden, zwischen die festen Teile des Erdbodens sich einzwängen und in engste Berührung mit diesen treten können; b) ihre Oberfläche muss so beschaffen sein, dass sie der Diffusion keinen Widerstand entgegensetzt; c) je weiter sie sich verzweigen und sich im Boden verbreiten können, oder je mehr sie ihre Oberfläche durch Haarbildungen vergrössern können, um so grösser werden damit die Flächen, welche mit den Erdpartikeln in Berührung kommen und desto vollständiger können sie den Boden ausnützen; d) sie müssen endlich imstande sein, Enzyme oder Säuren zu bilden und auszuscheiden, welche auf die Bestandteile der Erde umbildend einwirken können.

Diese Forderungen erfüllen in Wirklichkeit alle als „Wurzeln“ im physiologischen Sinne wirkenden Pflanzenteile; wir können sie in drei Kategorien einteilen: Mycelien (welche besonders organische Nährstoffe aufnehmen), Rhizoïden und eigentliche Wurzeln.

Mycelien heissen die verzweigten zur Nahrungsaufnahme bestimmten Fäden der Pilze, von welchen wir bereits auf S. 9 (Fig. 10) und S. 182 gesprochen haben (Hyphen).

Fig. 370. *A* der untere Teil einer Moossprossachse mit Rhizoïden *(r)*, welche in die oberirdischen, grünen, algenähnlichen Vorkeime *p* übergehen; die punktierte Linie bezeichnet die Erdoberfläche; *b* und *k* Knospen an den Rhizoïden; *B, C, D* junge, durch Keimung von Sporen entstandene Vorkeime. (Sachs.)

Rhizoïden (d. h. „wurzelähnliche“ Gebilde, von ῥίζα Wurzel, und εἶδος Aussehen), welche auf S. 19, 28 und 98 besprochen wurden, finden wir nur bei gewissen niederen Pflanzen. Bestimmte Algen haben Rhizoïden, z. B. Botrydium (Fig. 8, S. 8), Caulerpa (Fig. 9, S. 8), ebenso andere in lockerem Boden wachsende Algen; die meisten Algen aber wachsen auf Steinen und

ähnlichem harten Grunde, und bei diesen sind die Organe, welche gelegentlich als „Wurzeln" bezeichnet werden, eigentlich nur Haftorgane (siehe S. 99). Die Moose besitzen ein ausserordentlich reiches System von Rhizoïden; sie treten hier als Zellfäden auf, welche gewöhnlich reich verzweigt sind. Bei den Lebermoosen sind die Rhizoïden einzellig, bei den Blattmoosen sind sie durch Wände, welche in den kräftigeren Fäden schräg stehen, gegliedert (Fig. 370*r*); die auf der Oberfläche des Bodens lebenden Verästelungen können chlorophyllhaltig und algenähnlich werden (sie können ein Protonema bilden, Fig. 370*p*).

Bei den Gefässkryptogamen treten echte Wurzeln auf; ihre Vorkeime indessen sind noch ausschliesslich mit Rhizoïden versehen, in der Regel einfachen, unverzweigten, haarförmigen Zellen, welche von der Unterseite des Vorkeims in den Boden hineinwachsen und Wurzelhaaren gleichsehen, aber an ihrer Anheftungsstelle durch eine Querwand gegen den Vorkeim abgeteilt sind. Die äussere Form und der innere Bau der Saugwurzeln ist in Kap. 6 und Kap. 28, Form und Bau der Wurzelhaare S. 213 und S. 250 besprochen worden. In Fig. 146 (S. 99) wird veranschaulicht, in welcher Weise die Wurzelhaare sich fest an die Erdpartikeln anheften. Wie wir schon gesehen haben, wird die saugende Fläche durch die Wurzelhaare sehr wesentlich vergrössert. Die hervorragende Bedeutung der Wurzelhaare für die Ernährungstätigkeit geht unter anderem daraus hervor, dass Pflanzen, welche beim Umsetzen durch Beschädigung der Saugwurzeln die Wurzelhaare verloren haben, so lange welk bleiben, bis neue Wurzelhaare entstanden sind. Von den physikalischen Eigenschaften der Umgebung hängt es ab, wie viele Wurzelhaare gebildet werden und wie lange sie in Wirksamkeit bleiben. In feuchter Luft wachsende Wurzeln bilden oft aus jeder einzelnen Epidermiszelle ein Haar (an einer in feuchter Luft wachsenden Maiswurzel hat man die Anzahl der Wurzelhaare auf 425 pro qmm berechnet). In wasserdampfarmer Luft entstehen viel weniger Wurzelhaare. Wir dürfen annehmen, dass die Pflanze ihre Wurzelhaarbildung nach ihren Bedürfnissen reguliert. Pflanzen mit grossen, dünnen, stark verdunstenden Blättern bilden verhältnismässig viele Wurzelhaare. Diese letzteren fehlen indessen, ausser bei bestimmten Wasser- und Sumpfpflanzen, ganz oder teilweise bei wenig transpirierenden Pflanzen, z. B. gewissen Zwiebel- und Knollengewächsen, Nadelhölzern, zum Teil auch bei vielen Humuspflanzen und Schmarotzern mit reducierten Sprossen (Kap. 37).

Haare mit dem Bau von Wurzelhaaren kommen, wenn auch selten, auch an andern erdständigen Pflanzenteilen vor, z. B. an Rhizomen (Equisetum, Coralliorrhiza, Epipogon, Psilotum, bei Hymenophyllaceen [bei diesen jedoch gegen die Epidermis durch Wände abgetrennt]); an Blättern (z. B. Keimblattstielen der knollentragenden Corydalisarten); an der Wurzelscheide (Coleorrhiza) der Keimpflanzen gewisser Gräser und endlich am Callus.

Der Unterschied zwischen Wurzeln und Rhizoïden liegt, wie angegeben, im anatomischen Bau; der Name Rhizoïden stammt daher, dass diese Organe in physiologischer Hinsicht Wurzeln gleichen. Zum ersten wachsen sie ebenso wie die Hauptwurzeln und andere Wurzeln (siehe S. 20)

senkrecht nach unten, d. h. sie sind positiv geotropisch, und ihre Zweige wachsen vom Mutterrhizoïd ebenso wie die Verästelungen einer Wurzel unter bestimmten Winkeln in die Erde hinaus. Hier wird auch die grosse Verschiedenheit der Rhizoïden von den Wurzelhaaren, denen sie im übrigen sehr ähnlich sein können, deutlich, denn diese letzteren zeigen nicht den geringsten Geotropismus. Zum zweiten ist nachgewiesen, dass die Rhizoïden ebenso wie manche Wurzeln vom Lichte beeinflusst werden, d. h. sie fliehen das Licht, sie sind im Gegensatz zu den Wurzelhaaren negativ heliotropisch. Im übrigen besitzen die äussersten und feinsten Enden der Moosrhizoïden eine grosse Ähnlichkeit mit Wurzelhaaren und können sich in ähnlicher Weise wie diese an die Erdpartikelchen festheften.

Zu dem in Kap. 6 über Form, Verzweigung und Art des Wachstums der Saugwurzeln in der Erde Gesagten sei hier noch folgendes bemerkt. Die Saugwurzeln werden in ihrem Wachstum in hohem Masse von der Beschaffenheit des Erdbodens beeinflusst. So besitzt der grössere oder geringere Reichtum des Bodens an Nährstoffen sehr grosse Bedeutung; ist die Erde an Nährstoffen sehr arm, so können die Wurzeln der Pflanzen sehr lang werden, sich weit verbreiten und auf diese Weise die sparsam gebotene Nahrung aufsuchen. Besonders schöne Beispiele hierfür finden wir in der Dünenvegetation; die Wurzeln von Salix repens (Kriechweide) erreichen enorme Länge und tragen damit gleichzeitig zur Festigung des Flugsandes bei. In Wasserkulturen mit sehr verdünnten Nährlösungen treten entsprechende Verhältnisse zutage: die Wurzeln werden hier länger als in concentrierteren Lösungen. Diese Erscheinung lässt sich mit der Erfahrung vereinbaren, dass Wurzeln, welche durch Erdschichten mit verschiedenem Gehalt an Nährstoffen (z. B. abwechselnde Schichten von Sand- und Gartenerde), abwärts wachsen, sich vorzugsweise in der reichsten Erdschicht verzweigen: in diesem Falle sind eben die Stoffe ungleich verteilt, es steht der Wurzel eine Auswahl zur Verfügung, während ihr im armen Boden keine Wahl freisteht. Im ganzen genommen tritt der bedeutende Einfluss der Erde auf die Wurzeln um so mehr hervor, je weniger gleichartig sie ist.

Natürlich spielt auch das Wasser in der Erde eine Rolle. Ist der Wassergehalt wechselnd, aber im ganzen nicht übermässig gross, so werden die Wurzeln nach den feuchteren Stellen hin wachsen; ist aber die Wassermenge so gross, dass Luftmangel eintreten könnte, so ziehen sie sich nach besser durchlüfteten Stellen hin. Ebenso biegen sie vor zu warmen oder zu kalten Stellen ab, z. B. vor dem Eisboden in arktischen Ländern. Es ist klar, dass alle diese Wachstumsablenkungen von grosser Bedeutung für die Tätigkeit der Wurzel im Boden sein müssen (siehe im übrigen Kap. 43).

An einer stark verzweigten Wurzel sind die Zweige um so dünner und feiner, einer je höheren Ordnung sie angehören; die dünnsten stellen wohl ihr Längswachstum von selber ein und sterben bald ab. Wir können also an einer Saugwurzel zwei Kategorien von Wurzeln unterscheiden: 1. die

kräftigen, langlebenden, durch welche das ganze Wurzelsystem sich weiter ausbreitet, und 2. die kleinen Fadenwurzeln.

Die Wurzelbildung fällt zeitlich nicht immer mit dem Wachstum der oberirdischen Teile zusammen; bei den Laubhölzern tritt eine nicht unwesentliche Wurzelbildung im Spätsommer oder Herbst ein. Der Winter hemmt diese Entwickelung, sie wird aber im Frühjahr wieder aufgenommen, und wenn dann die Knospen ausschlagen, verfügt die Pflanze über eine Menge aktiver Wurzeln.

Kap. 36. Aufnahme von Wasser aus der Atmosphäre.

231. Alle benetzbaren Teile der Pflanze (siehe S. 207) **können Wasser aufnehmen,** wenn sie nicht vorher bereits wassergesättigt sind, also z. B. nach Tagen mit starker Verdunstung. (Dass alle trockenen Pflanzenteile quellen können, haben wir auf S. 171 gesehen.) Für die allermeisten Landpflanzen spielt die direkte Aufnahme der auf ihre oberirdischen Teile fallenden Niederschläge (Regen, Tau, Nebel) keine besondere Rolle im Vergleich zur Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln; dass das Abspülen der Blätter durch Regen seine Bedeutung haben kann, gehört nicht hierher und wird später zu besprechen sein. Für die auf Steinen, Rinde u. dergl. vorkommenden Flechten und Moose indessen haben die Niederschläge unmittelbare Bedeutung; viele dieser Pflanzen können im trockenen Zustande aus der Luft Wasserdampf aufnehmen, einige sogar bis zu 50 % ihres Gewichtes. Kein lebender Pflanzenteil aber vermag Wasserdampf so zu verdichten, dass die Zellen allein schon dadurch turgescent werden. Viele Angaben über die Fähigkeit bestimmter Pflanzen, besonders Epiphyten, Wasserdampf zu verdichten, beruhen wohl darauf, dass hier Taubildung im Spiele war.

Bestimmte Pflanzen sind besonders dazu eingerichtet, Wasser aus den Niederschlägen aufzufangen und aufzunehmen; dazu gehören besonders Epiphyten und eine Anzahl von Wüstenpflanzen, also Pflanzen, welche unter ungewöhnlichen Verhältnissen leben und häufig trockenen Perioden ausgesetzt sind. Bei einigen spielt dabei die Form der Organe, besonders der Blätter, eine Rolle; bei allen sind die Beschaffenheit der Epidermis und die Haarbildungen der Wasseraufnahme besonders angepasst.

Einige von diesen Pflanzen besitzen eigentümliche Saughaare von sehr verschiedener Gestalt, für welche indessen als Regel gilt, dass ihr häufig verbreitertes Fussstück eigenartige, dünnwandige, protoplasmareiche Zellen mit stark osmotischen Eigenschaften, sog. Saugzellen besitzt, durch welche das Wasser eindringt, während der obere Teil des Haares tot und luftgefüllt (grau, weiss) ist und dicke Wände hat; diese Wände sind oft so stark verdickt, dass der Zellraum fast ganz verschwindet. Die oberen Teile der Haare dienen wohl besonders als Transpirationsschutz. In dieser Weise sind eine Anzahl von Wüstenpflanzen ausgerüstet, welche durch solche Haare den nächtlichen Tau aufnehmen (z. B. die Crucifere Diplotaxis Harra [Ägypten], Heliotropium arbainense u. a.).

Unter den Epiphyten (siehe S. 95) sind die Bromeliaceen, welche im tropischen Amerika beheimatet sind, hervorzuheben. Einige besitzen nur Haftwurzeln, mit deren Hilfe sie sich an Bäume und Felsen festheften; zwischen den dicht zusammenschliessenden, rosettenbildenden, rinnenförmigen Blättern sammelt sich Regen und Tau, so dass hier fast immer Wasser zu finden ist. Für einige Fälle ist es nachgewiesen, dass dieses Wasser für die Pflanze eine Lebensbedingung bildet. Die Blätter sind mit besonderen schildförmigen Haaren bedeckt, welche ihnen, wenn sie dicht stehen, ein graues Aussehen verleihen; am Grunde des Haarstieles stehen Saugzellen. In anderen Fällen wieder bedürfen die Pflanzen nicht nur Wasser, sondern vielleicht auch organischer und anorganischer Nährstoffe, welche sich zwischen den Blättern ansammeln. Tillandsia bulbosa z. B. hat röhrenförmig zusammengerollte Blätter, durch welche Wasser zwischen die dicht schliessenden aufgeblasenen Blattbasen geleitet wird, und da in diesen Höhlungen kleine Tiere, z. B. Ameisen leben, so ist es wohl möglich, dass die Pflanze aus den Exkrementen und toten Leibern dieser Tiere Nahrung zieht. Tillandsia usneoides verhält sich noch eigenartiger: sie ist vollkommen wurzellos und hält sich in den oberen Teilen der Bäume nur dadurch fest, dass die langen stark verzweigten Sprossachsen sich um die Baumzweige wickeln; die Pflanze ist vollständig mit schildförmigen Saughaaren dicht bedeckt, welche ihr ein graues Ansehen verleihen und zum Aufsaugen vom Tau eingerichtet ist.

232. Luftwurzeln bei Epiphyten. Viele tropische Orchideen und Araceen leben epiphytisch oder auf Felsen, und sind mit wassersaugenden Luftwurzeln von eigenem Bau ausgestattet. Diese Wurzeln sind mit einer Hülle aus einer bis vielen Lagen von abgestorbenen Zellen umgeben, welche mit ring-, schrauben- oder netzförmigen Verdickungen versehen sind (Fig. 371 *vl*); Intercellularräume fehlen. In vielen Fällen sind die Zellwände von Löchern durchbohrt, so daß die Zellwände in Verbindung miteinander stehen. Nach allgemeiner Anschauung vermag diese Wurzelhülle (Velamen) wie ein Schwamm oder ein Stück Fließpapier tropfbar flüssiges Wasser (Regen, Tau) capillar aufzusaugen und so der Pflanze zuzuführen. In trockenem Zustande ist eine solche Luftwurzel weiß, weil die Zellräume der Hülle

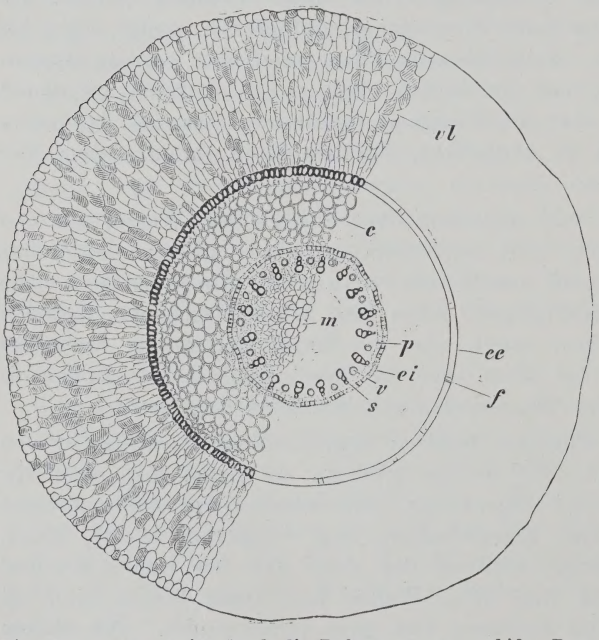


Fig. 371. Querschnitt durch die Luftwurzel der Orchidee Dendrobium nobile. *vl* Velamen (Wurzelhülle); in vielen Zellen sind die Verdickungsleisten zu sehen; *ee* Exodermis; *f* Durchlasszellen; *c* Rinde der Wurzel; *ei* Endodermis; *p* Pericykel; *s* Holzteile; *v* Siebteile; *m* Mark ($^{28}/_{1}$). (Strasburger.)

mit Luft erfüllt sind; in feuchtem Zustande dagegen erscheint sie grünlich, da die chlorophyllhaltigen Zellen der Rinde nun durch die wassererfüllte und daher durchsichtigere Wurzelhülle durchschimmern. Die Wurzelhülle entsteht aus der ganz jungen Epidermis; nach innen zu wird sie von einer verkorkten Exodermis begrenzt, welche die Wurzel gegen Eintrocknen schützt, zugleich aber von kleinen plasmareichen Durchlasszellen (Fig. 371 *f*) für das durch die Wurzelhülle aufgenommene Wasser durchbrochen wird.

233. Alle Moosen können atmosphärisches Wasser aufnehmen; das gilt namentlich für die Sphagnumarten, deren gefässähnliche Wasserzellen (Capillarzellen) in Stengeln und Blättern bereits auf S. 186 und S. 187 besprochen und abgebildet wurden. Die ring- und schraubenförmigen Verdickungsleisten verhindern ebenso wie in Gefässen und Tracheiden das Collabieren der Zellen, wenn diese mit Luft erfüllt sind. Ein anderes „Weissmoos“ ist Leucobryum; über den schmalen Chlorophyllzellen der Blätter liegen ein bis mehrere Schichten großer abgestorbener Zellen, deren Wände durchlöchert sind und welche je nach den Verhältnissen Luft oder Wasser führen.

234. Durch Capillarität wird Wasser auch von alten, an den Stengeln sitzen bleibenden Blatteilen und von Luftwurzelhüllen aufgenommen, und für die xerophilen Vellosiaceen und bestimmte Farne (Dicksonia antarctica) spielt diese Wasseraufnahme offenbar eine wichtige Rolle. Bei vielen anderen Pflanzen finden wir besondere bauliche Einrichtungen, welche eine Wasseraufnahme ermöglichen und in bestimmten Fällen wohl Anpassungen für diesen Zweck sein mögen; im allgemeinen aber ist ihr Nutzen doch zweifelhaft. Hierhin gehören beispielsweise die grossen, stark aufgeblasenen Blattscheiden bestimmter Umbelliferen, in welchen sich Erde und faulende organische Stoffe ansammeln können. Das Gleiche ist der Fall beim Blattgrunde anderer Blätter, besonders wenn er stengelumfassend ist oder bei gegenständigen Blättern sich mit dem Blattgrunde des gerade gegenüberstehenden Blattes vereinigt, z. B. bei Dipsacus, Arten der Composite Silphium u. a., oder wenn er zu grossen, mehr oder weniger umfassenden Nebenblättern ausgebildet ist.

Kap. 37. Aufnahme von organischer Nahrung.

235. Jede Pflanze nährt sich während einer gewissen Zeit ihres Lebens von organischen Stoffen, solange sie nämlich als Embryo, Knospe, Spore oder dergl. ihre gesamte Nahrung aus der Mutterpflanze bezieht. Später, wenn sie von dieser losgelöst sich weiter entwickelt (Keimung), geschieht das im Anfang immer mit Hilfe der von der Mutterpflanze mitgegebenen Nährstoffe. Darnach schlagen die Pflanzen verschiedene Wege ein. Die einen ernähren sich ausschliesslich von den anorganischen (aus der Luft und dem Nährboden), aufgenommenen Stoffen oder sind doch dazu imstande: Autophyten (*αὐτός* selbst). Andere (Heterophyten) bedürfen auch in ihrem weiteren Leben organischer Nahrung und beziehen

diese entweder aus toter organischer Substanz (Saprophyten; Fäulnispflanzen, σαπρός faul) oder aus lebenden Tieren oder Pflanzen (Schmarotzer, Parasiten); an diese schliessen sich andere Kategorien, besonders insektenfressende Pflanzen. Die einen sind nicht streng an eine bestimmte Ernährungsweise gebunden, sondern können gelegentlich (fakultativ) andere Nährstoffe als gewöhnlich aufnehmen, andere Pflanzen sind ausschliesslich auf eine einzige der oben erwähnten Ernährungsweisen angewiesen; diese letzteren heissen obligate Parasiten, Saprophyten usw. (Zwangsparasiten usw.).

Die Entwickelung des Keimes und die Keimung werden später besprochen; hier handelt es sich um die Aufnahme von organischer Nahrung durch die erwachsene Pflanze.

236. Autophyte Pflanzen. Die chlorophyllhaltigen Pflanzen bedürfen im allgemeinen keiner organischen Nährstoffe; sie beziehen ihre ganze Nahrung aus der Kohlensäure der Luft, aus dem Wasser und den Nährsalzen des Erdbodens. Aber in vielen Fällen verwerten sie doch sicher organisches Material als Mittel für üppigere Ernährung; können doch selbst die grünen Laubblätter verschiedene organische Stoffe assimilieren (S. 304). Das Gleiche gilt für Wurzeln und Sprossachsen.

Die Fähigkeit, von aussen aufgenommene organische Stoffe zu assimilieren, ist immerhin im ganzen genommen ohne Bedeutung für die grünen Pflanzen, denn dazu geeignete organische Verbindungen finden sich gewöhnlich nur in geringer Menge im Erdboden, wo sie ja sehr schnell umgewandelt werden. Es ist ausserdem experimentell nachgewiesen, dass grüne Pflanzen auf die Dauer nicht gedeihen können, wenn Kohlensäure in der Luft fehlt, selbst wenn sie in sehr humösem Boden gezogen werden. Organische Stoffe spielen also in der Regel keine wesentliche Rolle als Kohlenstoffquelle für die grüne Pflanze.

Wohl aber können stickstoffhaltige organische Stoffe als Stickstoffquelle für grüne Pflanzen dienen. — Durch Wasserkulturversuche ist nachgewiesen worden, dass z. B. Asparagin, Glycocoll, Leucin, Tyrosin und Harnstoff, also Körper aus der Gruppe der Amide, unmittelbar von grünen Pflanzen aufgenommen werden können; dagegen sind Eiweisskörper als solche, Alkaloïde, Cyan- und Nitroverbindungen nicht verwertbar. — Im grossen ganzen aber spielen auch die assimilierbaren organischen stickstoffhaltigen Körper keine besondere Rolle als Nährstoffe für die grünen Pflanzen im allgemeinen.

Der Übergang von den eigentlichen autophyten Pflanzen zu den Saprophyten und Parasiten ist ein ganz allmählicher. Es gibt beispielsweise Phanerogamen, welche ganz gewiss zu den Autophyten zu rechnen sind, in Kultur aber nur schlecht gedeihen, und zwar vermutlich deshalb, weil sie irgend einer organischen Nahrung bedürfen, welche ihnen im Kulturzustande schwer zugänglich ist; hierher gehören Arten von Pyrola und viele erdbewohnende Orchideen (Listera cordata, Goodyera repens, Orchisarten u. a.), Lycopodium inundatum, Circaea alpina u. v. a. Ihre natürlichen Standorte sind lockerer Humus und Torfboden in Wäldern und Wiesen, oder die

Blätterdecke des Waldbodens und Sphagnumdecken in Mooren. Viele von diesen Pflanzen führen zugleich Mykorrhizen oder sie sind Insektenfresser (siehe § 238 und 244).

Für eine Reihe von Phanerogamen nimmt man an, dass sie organische Stoffe in anderer Weise als durch die Wurzeln, und zwar durch die Blätter, aufnehmen und ausnützen (Bromeliaceen, in deren Blattrosetten Wasser, Humusstoffe, Überreste von kleinen Tieren u. dergl. sich ansammeln [siehe § 231]; Umbelliferen, für deren grosse offene Scheiden vielleicht ähnliches gilt).

237. Saprophyten nennen wir Pflanzen, welche von totem organischem, vegetabilischem oder animalischem Material leben (faulenden Pflanzenteilen, Überresten und Exkrementen von Tieren, organischen Verbindungen wie Zucker oder Stoffen wie Stärke, Brot, Käse). Wir teilen sie in Halb- und eigentliche Saprophyten.

Halbsaprophyten. Einen Schritt weiter als die im vorigen Paragraphen genannten Autophyten gehen bestimmte grüne Pflanzen, welche ausschliesslich auf Böden gedeihen, in welchen reichlich organische Stoffe enthalten sind, z. B. die Flagellate Euglena viridis, welche vorzüglich in Spülwasser, Strassenpfützen u. dergl. vorkommt, die blaugrünen Algen, welche Rinnsteine und ähnliche Stellen mit schmutzigem Wasser lieben, das Moosgenus Splachnum, welches nur auf Dünger gedeiht. Für viele von diesen Pflanzen können wir mit Sicherheit annehmen, dass sie ohne organische Nahrung nicht gedeihen; in solchen Fällen bezeichnet man sie als Halbsaprophyten. Vermutlich suchen sie sich vor allem den Stickstoff in organischer Form aus dem Nährboden zu verschaffen.

Die eigentlichen Saprophyten sind vollkommen chlorophyllos und daher gezwungen, auch ihren Kohlenstoff in organischer Form aufzunehmen. Hierher gehört eine ausserordentlich grosse Menge von niederen Pflanzen, z. B. viele Bakterien, Protomonas (S. 2), Schleimpilze (S. 3) und sämtliche übrigen Pilze mit Ausnahme der Schmarotzer.

Der Vorgang der Nahrungsaufnahme spielt sich in verschiedener Weise ab. Einige von ihnen, wie die Gärungspilze und Bakterien, leben vollständig in dem Nährboden eingesenkt und nehmen die Nährstoffe mit ihrer ganzen Oberfläche auf. Die meisten Pilze dagegen besitzen ein reich verzweigtes Mycelium, dessen unzählige Fäden (Hyphen) den Nährboden durchweben und ihre Nahrung aus ihm ziehen (Fig. 10, S. 9). Manchmal sind auch besondere haarförmige Saughyphen ausgebildet. Die Mycelien scheiden Enzyme aus, welche auf die assimilierbaren Teile lösend wirken. In Holz wachsende Pilzhyphen durchbohren die Wände der Holzzellen; einer der schädlichsten Saprophyten ist der Hausschwamm (Merulius lacrymans); seine Hyphen durchwachsen und zerstören das Bauholz der Häuser.

Die saprophytischen Phanerogamen haben Saugwurzeln, doch sind diese in der Regel ziemlich kurz, dick und steif, beinahe korallenförmig verzweigt und bei vielen treten konstant Mykorrhizen auf (siehe § 244).

Eigentlich saprophytische Phanerogamen finden sich unter den Pyrolaceen (Monotropa, Fig. 90), Orchideen (Neottia, Coralliorrhiza, Epipogon und

mehrere tropische Orchideen), Burmanniaceen, Triuridaceen und Gentianaceen (Voyria). Alle diese Phanerogamen, zusammen ungefähr 150 Arten, wachsen besonders in humusreichen Wäldern oder auf anderen, an organischen Überresten reichen Böden. Sie besitzen bleiche (gelbliche, rötliche), reducierte Sprosse (siehe § 240), welche in der Regel unverzweigt sind, nur Schuppenblätter ohne Spaltöffnungen und schwache Gefässbündel führen.

238. Als **Insektenfresser** oder als Carnivoren bezeichnet man Pflanzen, welche besondere Einrichtungen zum Fang von lebenden kleinen Tieren (Insekten und dergl.) besitzen und solche Tiere zu ihrer Ernährung verwerten können. Hierher gehören wohl schon einige Lebermoose (Pleurozia, Colurolejeunia), deren Blätter teilweise zu Fangapparaten umgebildet sind, und ebenso sei hier noch einmal an die auf S. 332 und S. 335 erwähnten Bromeliaceen, Umbelliferen u. a. als eine Art Mittelform zwischen Insektenfressern und Saprophyten erinnert. Die eigentlichen insektenfressenden Phanerogamen sind alle wie autotrophe Pflanzen mit Wurzeln und Chlorophyll ausgestattet, und bei allen sind es die Laubblätter, welche in eigenartiger Gestaltung ihrer besonderen Funktion angepasst sind; sie tragen unter anderem Drüsenhaare, welche eine Flüssigkeit absondern und vermutlich auch die verdauten Stoffe aufnehmen. Man hat sie in allen Weltteilen gefunden, doch gehören sie nur wenigen Familien an und zwar den Droseraceen (Drosera, Aldrovandia, Dionaea, Drosophyllum), den Utriculariaceen (Utricularia, Genlisea, Pinguicula), den Sarraceniaceen (Sarracenia und Darlingtonia [Nordamerika]), den Nepenthaceen (Nepenthes [Südostasien]), den Cephalotaceen (Cephalotus [Neuholland]); im ganzen ca. 500 Arten.

Nach der Art und Weise, wie die Tiere gefangen werden, lassen sich mehrere Gruppen unterscheiden.

A. Droseratypus. Die Tiere werden dadurch gefangen, dass sie an den klebrigen Blättern hängen bleiben, welche sich darauf langsam über ihnen zusammenschliessen; ein Sekret des Blattes bringt die verdaulichen Teile zur Lösung, die gelösten Stoffe werden vom Blatte aufgenommen, während die chitinhaltigen Teile u. dergl. zurückbleiben. Das Blatt nimmt nach beendeter Verdauung seine ursprüngliche Gestalt wieder an.

Hierher gehört Drosera (Sonnentau), deren Blätter sowohl am Rande als auch auf der Spreite mit langgestielten Drüsenhaaren besetzt sind (Fig. 263, 264, S. 212). Die Haare führen Bewegungen aus, wenn sie durch tierische Körper gereizt werden; der Reiz pflanzt sich strahlig nach aussen fort, so dass mehr und mehr Haare in Bewegung kommen und zuletzt die ganze Blattspreite sich um den reizenden Körper herumlegt. Im Inhalte der Zellen des Drüsenköpfchens gehen infolge der Reizung eigenartige Veränderungen vor sich (S. 127).

Abweichend verhalten sich die Blätter von Drosophyllum lusitanicum (Portugal); sie rollen sich nicht ein, sondern fangen die Tiere bloss durch die Klebhaare. Die rosettständigen, länglichen Blätter von Pinguicula sind an ihrer ganzen Oberfläche mit sehr kleinen Drüsenhaaren von zweierlei Art

besetzt, durch welche sie fettig anzufühlen werden (Fig. 262, S. 212). Bringt man Blätter in süsse Milch, so gerinnt diese (Labferment).

B. Dionaeatypus. Die Tiere werden dadurch gefangen, dass die Blätter bei Berührung plötzlich zusammenklappen; Klebhaare kommen nicht vor, dagegen verursacht der Reiz durch das gefangene Tier eine Sekretion der verdauenden Flüssigkeit. Zu diesem Typus gehört die Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula aus Nordcarolina), deren Blattspreiten ungefähr kreisrund sind. An jeder der beiden halbmondförmigen Blatthälften sitzen je drei Haare, welche ausserordentlich empfindlich sind, und schon bei leiser Berührung die Blatthälften zum Zusammenklappen bringen, wobei die langen Randzähne an jeder Seite (wie die Zähne einer Rattenfalle) ineinander greifen (Fig. 372). Dann beginnt die Sekretion, welche so reichlich sein kann, dass die Flüssigkeit von dem Blatte herabtropft.

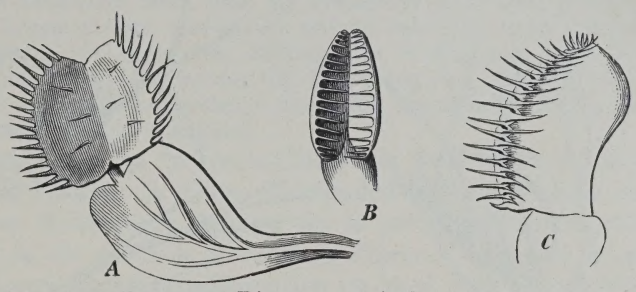


Fig. 372. Blätter von *Dionaea muscipula*. Bei *A* ist die Blattspreite offen; an beiden Hälften der Blattspreite stehen je drei für Berührung empfindliche Haare. *B* und *C* zusammengeklappte Blätter. (Schnizlein u. a.)

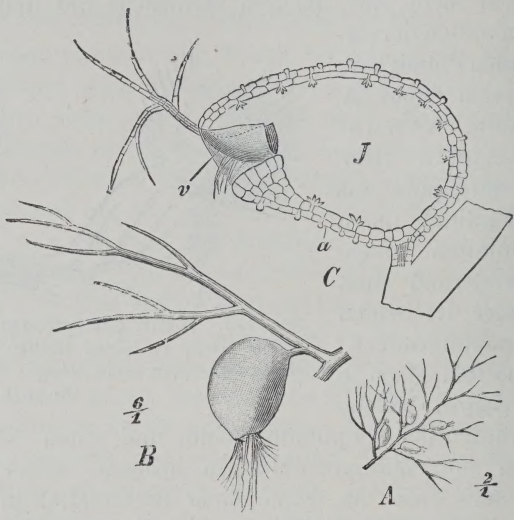
Auch die Wasserpflanze Aldrovandia vesiculosa (Süd- und Mitteleuropa) gehört hierher. Auf dem geflügelten Stiel, welcher in 4—6 Borsten ausläuft, sitzt eine kleine Blattspreite, welche sich bei Reizung der Fühlhaare ähnlich wie die Schalen einer Muschel zusammenklappt (Fig. 373).

C. Nepenthes-Utricula riatypus. Die Blätter bilden Hohlräume, in welchen die Tiere gefangen werden; die Wände der Hohlräume sind mit Drüsenhaaren ausgestattet. Bei Nepenthes (Kannenträger) sind sie krugförmig und mit einem offenstehenden Deckel versehen, welcher gegen den Regen Schutz bietet, kleine Tiere aber nicht am Eindringen hindert; sie stehen an der Spitze der Blattspreiten. Diese Kannen besitzen eine Anlockungsfläche; an ihren Rändern und an der Innenseite der Deckel wird nämlich ein Honig abgesondert, welcher Ameisen und andere Tiere anlockt; oft besitzt die Kanne auch eine auffallende Färbung. Unterhalb dieser Anlockungsfläche sind die Wände der Innenseite des Kruges so glatt, dass die Tiere, welche in die Kanne geraten, sich nur schwierig daran halten können; sie fallen herab und kommen in der Flüssigkeit im unteren, mit secernierenden Haaren bedeckten Teile der Kanne um. Nach abwärts gerichtete Borsten hindern die Tiere am Aufwärtskriechen. — Cephalotus, Sarracenia und Darlingtonia besitzen Kannen von ähnlichem Bau.

Utricularia vulgaris und andere Arten sind submerse Pflanzen ohne Wurzeln. Die Blätter sind reichlich haarförmig zerschlitzt und mit Blasen besetzt, welche eine durch eine Klappe geschlossene Öffnung auf-

weisen (Fig. 374). Die Klappe springt auf einen schwachen Druck leicht wie eine Tür in den Hohlraum hinein auf, sie ist aber elastisch und schliesst sich gleich, sobald der Druck aufhört. Kleine Wassertiere dringen, aus unbekannten Gründen, ein und sind dann, da die Klappe sich nicht nach aussen

373



374

Fig. 373. Blatt von *Aldrovandia vesiculosa* in geschlossenem Zustande. (Schnizlein.) — Fig. 374. *Utricularia vulgaris*. *A* Stück eines Blattes ($^2/_1$). *B* stärker vergrössertes Stück eines Blattes mit einer Blase. *C* eine Blase im Längsschnitt; *J* Hohlraum; *a* Wand der Blase; *v* Klappe. (Goebel, Strasburger.)

öffnet, gefangen; nach Verlauf von einigen bis mehreren Tagen gehen sie zugrunde. Die Innenseite dieser Blasen ist mit zweierlei Haaren besetzt (siehe Fig. 374 *C*). Um die Öffnung herum bilden vorragende verzweigte Borsten eine Art Reuse, welche vielleicht die Tiere in die Falle leitet.

Eine Utriculariacee, Genlisea (Südamerika), besitzt sowohl spatenförmige als auch flaschenförmige Blätter; im langen engen Halse der letzteren sitzen abwärts gerichtete steife Borsten, welche eindringende kleine Tiere am Entweichen hindern, sowie Drüsenhaare in grosser Zahl.

Die Bedeutung der erwähnten kannenförmigen oder anders geformten Körper ist nicht in allen Fällen sicher aufgeklärt. Bei Utricularia, Genlisea und Sarracenia sind es vielleicht erst von Bakterien umgebildete, lösliche Produkte aus den toten Tieren, welche von der Pflanze verwertet werden; sie müssten darnach also eher zu den Saprophyten als zu den Insektenfressern gezählt werden.

Bei den andern Pflanzen liegen die Verhältnisse klarer. Die von diesen secernierte Flüssigkeit enthält ein dem Pepsin verwandtes Enzym, welches die Eiweissstoffe zu leicht löslichen Verbindungen (Peptonen) umwandelt, die ihrerseits leicht von dem Organismus aufgenommen werden. Ferner werden freie organische Säuren (Apfelsäure, Ameisensäure u. a.)

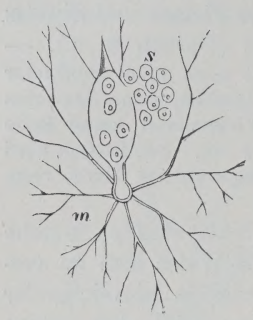
abgesondert, welchen wohl die gleiche Rolle zufällt wie der Salzsäure im Magensaft des Menschen. Die Verwertung der gefangenen Tiere wird also, wie es scheint, durch einen echten Verdauungsprozess eingeleitet. Bei verschiedenen Versuchen hat sich auch herausgestellt, dass Fleisch und Eiweiss in gleicher Weise verdaut werden wie gefangene Tiere (Darwin u. a.). — Der russische Forscher Tischutkin fand, dass die Flüssigkeit noch nicht geöffneter Nepentheskannen kein Enzym enthält; dies letztere soll erst entstehen, wenn Bakterien aus der Luft eindringen. Doch spielen die Bakterien in Wirklichkeit keine Rolle (Vines); erst bei sehr reichlichem Insektenfang tritt Verwesung ein. Das Enzym wird erst auf den Reiz hin ausgeschieden, welcher durch die eingeführten Tiere, resp. Fleisch oder Eiweiss ausgeübt wird (Clautriau).

Es handelt sich wohl um stickstoffhaltige Nährstoffe, welche die insektenfressenden Pflanzen in dieser eigentümlichen Weise sich zu verschaffen suchen, denn Kohlensäure können sie ja gewiss in hinreichender Menge assimilieren, da sie sämtlich Chlorophyll führen; wohl aber mögen zur Assimilation geeignete Stickstoffverbindungen im Moor- oder Sumpfboden, auf welchen sie beinahe alle beschränkt sind, in allzu geringer Menge zu Verfügung stehen. Nepenthes wächst vorzugsweise als Epiphyt und kann als solcher leicht einem Mangel an Stickstoffnahrung ausgesetzt sein. Absolut notwendig scheint indessen animalische Nahrung nicht zu sein, denn es hat sich durch Versuche gezeigt, dass jedenfalls mehrere von diesen Pflanzen ohne solche Nahrung leben können; wohl aber werden die Pflanzen kräftiger, sie bilden mehr Samen usw., wenn ihnen auch Insekten zur Verfügung stehen. Wir werden sie also am ehesten als fakultative Insektenfresser ansprechen müssen.

239. Die **Schmarotzer (Parasiten)** suchen nicht bloss als Epiphyten Aufenthalt auf oder in einem lebenden Wesen (Tier oder Pflanze), welche man als ihren Wirt bezeichnet, sondern sie beziehen ihre Nahrung aus dem Gewebe des Wirtes, ohne diesen jedoch, jedenfalls nicht sofort, zu töten (wie etwa die Raubtiere oder die insektenfressenden Pflanzen). Wir nennen sie Endoparasiten oder Ectoparasiten, je nachdem sie im Innern des Wirtes oder an seiner Oberfläche leben. Zu den Endoparasiten gehören z. B. die parasitischen Bakterien, der Pilz der Kartoffelkrankheit, Brand- und Rostpilze und viele andere, wenn sie auch zu einem gewissen Zeitpunkt an die Oberfläche treten, um Fortpflanzungsorgane zu bilden und auszustreuen. Ectoparasiten sind z. B. die Mehltaupilze. Sie heissen echte Parasiten, wenn sie gar kein oder nur sehr wenig Chlorophyll enthalten, und daher gezwungen sind, ihre gesamte Nahrung von ihrem Wirte zu beziehen. Die Halbparasiten besitzen Chlorophyll und können daher ihren Kohlenstoffbedarf teilweise oder vielleicht ganz selbständig decken.

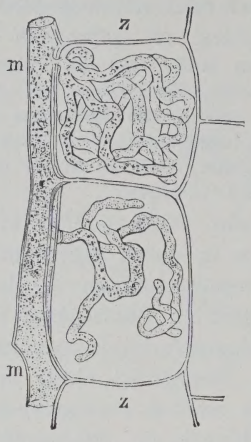
Viele Schmarotzer, wie die parasitischen Bakterien, Amöben, Plasmodiophora (S. 4) u. a. leben vollständig in den Organen des Wirtes (Cytoplasma, Zellkern usf.) eingeschlossen und nehmen die Nahrung durch die ganze Oberfläche ihres Körpers auf, ohne besondere Einrichtungen dafür zu besitzen. Viele andere dagegen haben ein fadenförmiges und

reichverzweigtes Mycel, welches entweder in den Intercellularräumen des Wirtes lebt und oft besondere Saugapparate (Haustorien, von haurire, schöpfen) zur Aufnahme von Nahrung in die Zellräume des Wirtes hineinsendet (Fig. 375, 376, 377) oder aber unmittelbar Nahrung aus dem Wirtsgewebe dadurch bezieht, dass es die Zellwände durchbohrt und von Zelle zu Zelle wandert.



375

Fig. 375. Eine Chytridiacee (*Obelidium mucronatum*); sie besteht aus zwei Zellen, einer oberen, welche Schwärmsporen *(s)* hervorbringt, und einer unteren stark verzweigten *(m)*, welche als Haustorium fungiert. (Nowakowski.) — Fig. 376. Eine Hyphe *(m)* von Peronospora calotheca, welche in einem Intercellularraum des Marks von Asperula odorata wächst und verzweigte fädige Haustorien in das Innere der beiden Markzellen entsendet *(z)*. (de Bary.)



376

Die Schmarotzer, und zwar nicht bloss die echten Parasiten, sondern auch die chlorophyllführenden, können den angegriffenen Wirt schwer schädigen; es können beispielsweise Loranthaceen die Fruchtbäume, auf welchen sie schmarotzen, zum Absterben bringen. Häufig rufen sie an ihrem Wirte weitgehende Missbildungen (Hypertrophien) hervor.

Als Beispiele für Schmarotzer seien die folgenden genannt:

A. Die Halbparasiten führen Chlorophyll. Einige phanerogame Halbschmarotzer sind Wurzelschmarotzer, welche ihre Nahrung mit Hilfe von Haustorien aus den Wurzeln des Wirtes beziehen. Da die letzteren in der Erde verborgen sind, so geben sich diese Halbschmarotzer nicht durch äussere Merkmale als solche zu erkennen; sie gleichen autophyten Phanerogamen. Meist handelt es sich um Kräuter, z. B. Thesium (Santalaceae), viele Scrophulariaceen (Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum u. a. Rhinantheen). An den dünnen Wurzeln dieser Pflanzen sitzen kleine Saugwarzen (Fig. 378, 379, 381), welche an den Wurzeln der Wirtspflanzen festwachsen und Haustorien in deren Inneres senden. Die Gewebe des Wirtes und des

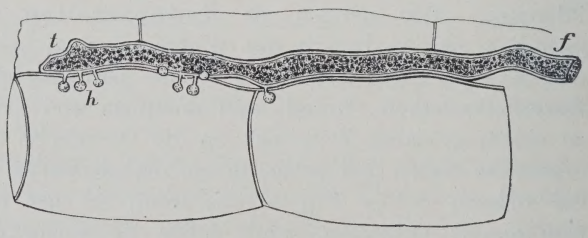
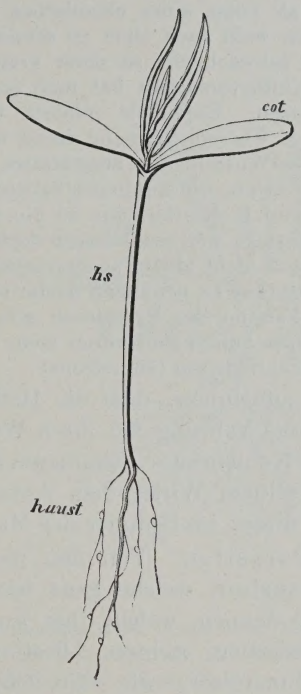


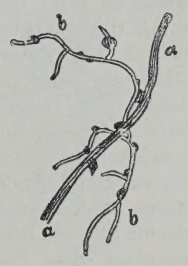
Fig. 377. Weisser Rost (*Cystopus candidus*) auf Kresse. Das Ende *(t)* einer Hyphe wächst zwischen den Markzellen. *h* die Haustorien dringen in Form kleiner kugelrunder Bläschen in die Zellen ein. (de Bary.)

Schmarotzers treten in enge Verbindung miteinander, Holzgefässe mit Holzgefässen, Siebgewebe mit Siebgewebe usw.

Die epiphytoïden Halbschmarotzer sind meist strauchartig und immergrün und gehören zu den Loranthaceen. In Europa sind sie durch die Mistel (Viscum album), Loranthus europaeus und Arceuthobium Oxycedri vertreten; in den Tropen erscheinen sie in einer ausserordentlichen Menge von Arten. Ihre Früchte sind Beeren, deren Samen in einer leimartigen Masse („Vogelleim") eingebettet sind. Die Beeren werden von Vögeln gefressen und die Samen mit dem Schnabel an den Zweigen der Wirtspflanze abgestrichen, die Pflanzen wachsen daher oft an der Unterseite des Zweiges; oder die Samen werden mit den Excrementen der Vögel ausgestreut. Bei einigen Arten leben die Wurzeln vollständig im Innern der Rinde der Wirtspflanze, bei andern leben sie an der Oberfläche des Wirtes, bilden aber dann Saugwurzeln.



378



379

Fig. 378. *Melampyrum pratense*. Keimpflanze. *hs* Hypokotyles Glied; *haust* Saugwarzen; *cot* Kotyledonen ($^1/_1$). (E. Warming.) — Fig. 379. *b—b* ist die Wurzel von *Euphrasia officinalis* (Augentrost) mit ihren Haustorien, von welchen eines sich auf der Wurzel *a—a* (wahrscheinlich von *Potentilla Tormentilla*) festgeheftet hat ($^1/_1$).

Die Mistel (Viscum) ist ein kleiner, gabelig verzweigter, immergrüner Strauch; die Beeren sind weiß, der Keimling grün. Sie kann auf ungefähr 50 Arten von Laub- und Nadelhölzern schmarotzen. Bei der Keimung der Samen wächst zuerst das hypokotyle Glied vor und breitet sich an der Stelle, wo sie in die Keimwurzel übergeht, zu einer Haftscheibe aus (vergl. Fig. 36, S. 22), und nun entwickelt sich die Keimwurzel und dringt in die Wirtspflanze bis zum Holz hinein vor. Das hypokotyle Glied ist negativ heliotropisch; lässt man einen Samen an der inneren Fläche einer Fensterscheibe auskeimen, so wächst die junge Pflanze vom Lichte weg nach dem Inneren des Zimmers zu. Die Wurzel verzweigt sich im Siebgewebe des Wirtes in Form von langen grünen „Rindenwurzeln", von welchen andere Wurzeln, sog. „Senker", in die Markstrahlen eindringen. An den Stellen, wo die Senker durch das Cambium der Wirtspflanze hindurchgehen, wachsen sie intercalar in die Länge, so dass sie also mit dem Dickenwachstum ihres Wirtes Schritt halten können. Die Mistel gewinnt somit beinahe den Charakter eines Zweiges der Wirtspflanze. Die Wurzeln besitzen weder Epidermis noch auch Wurzelhaube, und die Wurzelspitze löst sich pinselartig in keulenförmige, haarähnliche Zellen auf.

Die Loranthaceen sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Sprossachsen gegen Verdunstung besonders gut geschützt sind (dicke und stark cutinisierte Epidermis, eingesenkte Spaltöffnungen, enge Luftgänge usw.); viele von ihnen sind beinahe blattlos. Das mag im Zusammenhang damit stehen, dass sie immergrün bleiben, selbst wenn die Wirtspflanze ihr Laub verliert, wie z. B. die meisten Wirtspflanzen der Mistel.

Auch unter den Thallophyten gibt es halbparasitische Formen, so z. B. einige Meeresalgen, welche auf anderen Algen festsitzen und in deren Gewebe eindringen; hierhin gehört auch das in Lemna lebende Chlorochytrium (weitere Beispiele siehe S. 352).

Ein schönes Beispiel für Übergangsformen zwischen Autophyten und eigentlichen Schmarotzern bieten uns die Rhinantheen (nach Heinricher u. a.). Ihre Samen keimen auch ohne die Gegenwart von Wirtspflanzen, die Haustorien aber entstehen wohl nur als Folge eines chemischen Reizes. Odontites und die übrigen Rhinanthaceen können wohl auch ohne zu schmarotzen zum Blühen kommen, doch bleiben die Pflanzen schwächlich; zu einer kräftigen Entwickelung ist Parasitismus notwendig, und in Kulturversuchen hat man sogar beobachtet, wie sie gegenseitig aufeinander schmarotzen. Euphrasia minima und Odontites besitzen die grösste Selbständigkeit, und in Übereinstimmung damit ist ihr Wurzelsystem ziemlich kräftig entwickelt und mit vielen Wurzelhaaren ausgestattet. Sie sind auch lichtbedürftiger als ihre Verwandten. Andere Arten, wie Euphrasia Salisburgiana uud stricta, sind in höherem Masse Schmarotzer, und E. Rostkowiana ist ein ausgeprägter (obligater) Parasit. Das gleiche gilt für Rhinanthus, welcher indessen doch noch lichtbedürftig ist. Vermutlich beziehen diese Pflanzen nicht allein unverarbeitete Nahrung vom Wirte. Endlich ist als echter Parasit Lathraea zu erwähnen (siehe unter B).

Auch in der Familie der Pyrolaceen gibt es offenbar eine Reihe von Übergangsformen von reinen Autophyten durch mehr oder weniger saprophytische Pyrolaarten bis zu echten Saprophyten (Monotropa).

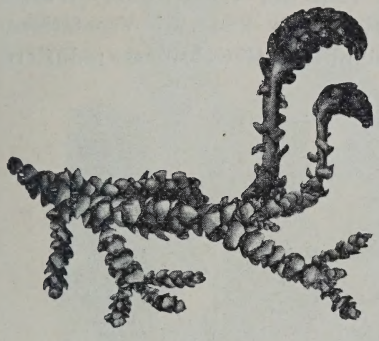
Wir müssen annehmen, dass die Halbparasiten in der Regel vorzugsweise stickstoffhaltige Nahrung bei ihren Wirten suchen. Einige sollen ganz wie die Autophyten Kohlensäure assimilieren können; nach Bonnier soll Viscum im Winter sogar seinem Wirte, dem Apfelbaum, organische Nahrung mitteilen, ebenso wie dieser im Sommer der Mistel andere Nahrungsstoffe liefert.

B. Echte Parasiten. Von den niederen Pflanzen müssen wir vor allen andern Bakterien, welche ganz besonders Menschen und Tiere angreifen, und Pilze nennen, welche ihre Angriffe vorzugsweise gegen andere Pflanzen und Gliedertiere richten. Bestimmte Pilzfamilien umfassen fast ausschliesslich Schmarotzer, wie die Chytridiaceen (Fig. 375), Peronosporaceen (Fig. 376, 377), Entomophthoraceen, Rostpilze (Uredineen) und Brandpilze (Ustilaginaceen). Eine merkwürdige Schmarotzerform tritt uns in dem Schleimpilz Plasmodiophora (S. 4) entgegen, welcher ein Analogon zu den amöboïden Schmarotzern der Malaria bildet. Von Protisten sind die Vampyrellen zu nennen, welche besonders Algen aussaugen.

Unter den Phanerogamen gibt es kaum irgend welche gymnosperme oder monokotyle echte Schmarotzer, wohl aber eine ganze Reihe von Dikotylen aus den verschiedensten Gruppen des Systems. Die folgenden sind besonders hervorzuheben.

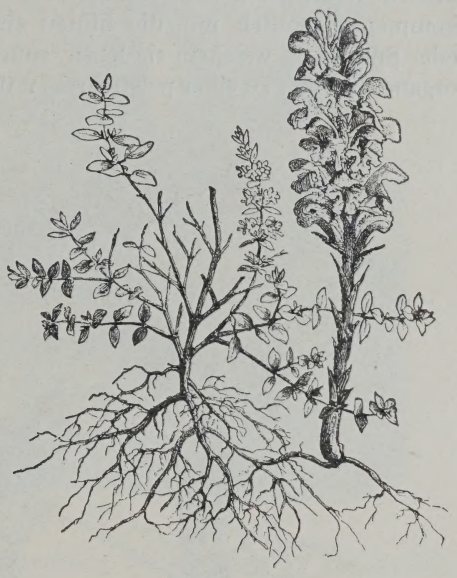
Wurzelschmarotzer sind Lathraea, Orobanche und die Balanophoraceen. — Lathraea schmarotzt auf den Wurzeln einer Reihe von Laubhölzern vermittels Haustorien. Das schuppenbedeckte Rhizom (Fig. 380) wächst unterirdisch („Schuppenwurz"). In den Blättern finden sich merkwürdige, unregelmässige Höhlungen mit drüsenbesetzter Oberfläche (Hydathoden). Ihre Saugwarzen sind denen der anderen Rhinantheen ähnlich, aber kräftiger (Fig. 381).

Orobanche (Fig. 382) schmarotzt auf verschiedenen, meist krautigen Pflanzen. Sie enthält wohl ein wenig Chlorophyll, ist aber im ganzen hellbraun oder rötlich. Bei der Keimung des Samens entwickeln sich Hauptwurzel und hypokotyles Glied zu einem cylindrischen oder fadenförmigen Körper ohne Wurzelhaube (Fig. 383 *A*). Sobald dieser letztere auf eine Wurzel seiner künftigen Wirtspflanze stösst, verdicken sich Wurzelende und hypokotyles Glied bedeutend (*B*), die Wurzel dringt in die Wirtspflanze ein und verwächst vollständig mit dieser, und zwar vereinigen sich jeweils die einander entsprechenden Gewebe miteinander. Der Schmarotzer verhält sich nun wie ein



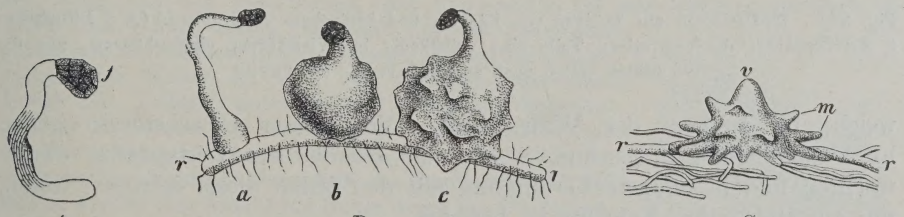
380

381



382

Fig. 380. Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*), stark verkleinert. Vom Rhizom gehen zwei Blütenstände aus. — Fig. 381. Einige Wurzeln von Lathraea auf den Wurzeln der Wirtspflanze schmarotzend. — Fig. 382. *Orobanche Epithymum* auf der Wurzel von Thymian schmarotzend. (H. Baillon.)

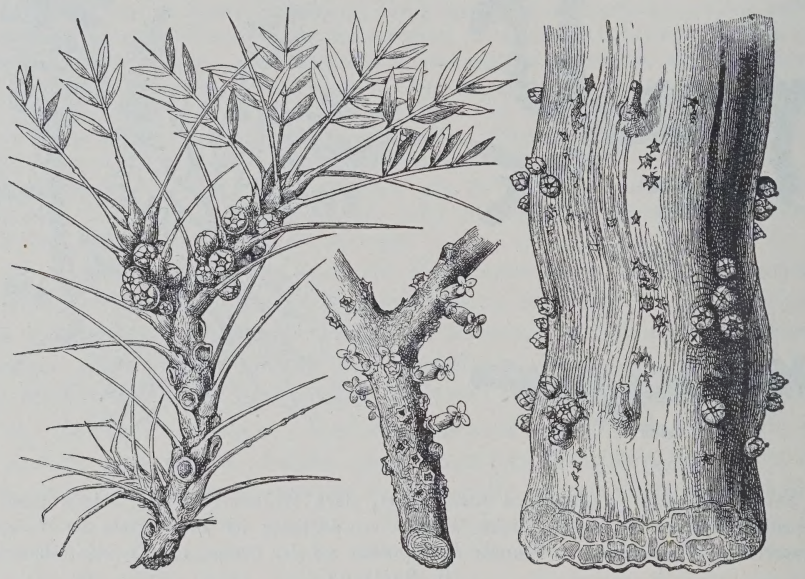


A *B* *C*

Fig. 383. Keimpflanzen von *Phelipaea ramosa*. *A* das Ende des Stengels ist noch in der Samenschale eingeschlossen. *B* ($^{16}/_{1}$) drei Keimpflanzen auf verschiedenen Entwicklungsstufen, auf einer Wurzel (*r—r*) sitzend; *a* das Wurzelende ist etwas angeschwollen, doch hat die Wurzel die Rinde erst zur Hälfte durchbrochen; *b* das hypokotyle Glied ist stark angeschwollen und mit der Wirtswurzel verwachsen; *c* Adventivwurzeln treten allmählich in Gestalt schwacher Auswüchse hervor. *C* ($^{4}/_{1}$) eine Keimpflanze, deren Stengelende *(v)* die Samenschale abgeworfen hat; die Adventivwurzeln *(m)* sind stärker entwickelt als bei *B* und legen sich an verschiedene Wurzeläste an. (Caspary.)

Spross auf der Wurzel des Wirtes; die Sprossachse nimmt an Dicke zu und wird am Grunde beinahe knollenförmig (*B*). Jetzt werden auch Blätter gebildet, welche an der Keimpflanze bisher gefehlt hatten; Wurzeln brechen aus dem knollenförmigen unteren Teile der Sprossachse hervor und können neue Verbindungen herstellen (*B*, *c*; *C*).

Einige vorzugsweise zu den Familien der Balanophoraceen und Rafflesiaceen gehörende Pflanzen bezeichnet man als fungoïd (d. h. pilzähnlich), da ihre Sprosse so weit reduciert und umgebildet sind, dass sie dicken plumpen Pilzfruchtkörpern gleichen (Fig. 384, 385). Von Rafflesia, Pilostyles u. a. kommen eigentlich nur die Blüten an dem Teile der Wirtspflanze (Wurzel oder Spross), in welchem sie leben, zum Vorschein (Fig. 384); die Vegetationsorgane sind hier zu einer polsterartigen thallusähnlichen Gewebsmasse reduziert,



1 *2* *3*

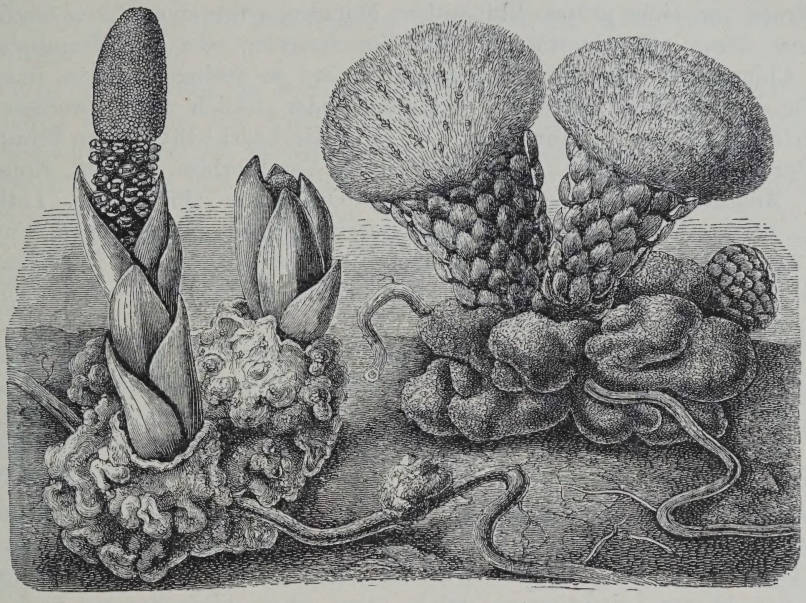
Fig. 384. Rafflesiaceen auf Zweigen von Bäumen und Sträuchern schmarotzend (*1, 3 Pilostyles*; *2 Apodanthes*); die vegetativen Teile sind vollständig im Wirtskörper eingeschlossen, nur die Blüten treten nach aussen hervor. (Kerner.)

welche im Inneren des Wirtes liegt. Von dieser Gewebsmasse gehen hyphenähnliche Stränge aus, welche die Gewebe der Wirtspflanze durchwachsen und in innigste Verbindung mit den Zellen dieser letzteren treten, um aus ihnen ihre Nahrung zu beziehen.

Von den angeführten Rafflesiaceen schmarotzen einige auf Wurzeln, andere auf oberirdischen Sprossen.

Einige wenige Parasiten sind lianenartig, d. h. sie ranken. Wir kennen zwei Genera: die Convolvulacee Cuscuta (Flachsseide) und die Lauracee Cassytha. Ihre Sprossachsen sind lang, fadenförmig, gelblich oder rötlich und tragen nur sehr kleine schuppenförmige Blätter. An den Sprossachsen sitzen die Saugwarzen. Beide enthalten nur wenig Chlorophyll,

Cuscuta noch weniger als Cassytha. — Die Entwickelung von Cuscuta spielt sich wie folgt ab: Die Keimpflanze hat eine etwa keulenförmige, ganz behaarte Hauptwurzel (die Wurzelhaube fehlt), welche als Wasserbehälter dient. Während die Keimwurzel auf der Erde aufliegt, wird die Sprossachse nach oben gerichtet und



1 *2*

Fig. 385. Balanophoraceen auf Wurzeln schmarotzend (*1 Scybalium; 2 Balanophora*). (Kerner.)

beschreibt beim Wachsen eine Schraubenlinie; diese Bewegung erleichtert der Pflanze das Auffinden einer Wirtspflanze. Sowie ihr dies gelungen ist, beginnt die Sprossachse den Wirt zu umschlingen und sich mit Saugwarzen fest an ihn zu heften, und sie bedarf von jetzt an der Wurzel nicht mehr; die Saugwarzen dringen in die Wirtspflanze ein, lösen sich hier pinselförmig, fast hyphenartig auf und wachsen zwischen die Zellen des Wirtes hinein (Fig. 386). In der Saugwarze entwickeln sich Gefässe und Siebröhren, welche das Gefässsystem des Wirtes mit dem des Parasiten verbinden. Einige Zeit hindurch entstehen nun infolge der Empfindlichkeit der Cuscuta für Berührung eine Anzahl von dicht der Wirtspflanze anliegenden Windungen, von welchen die Saugwurzeln ausgehen; dann hört die Empfindlichkeit auf und es werden eine Anzahl von locker liegenden Windungen gebildet. Später tritt wieder Empfindlichkeit ein, so dass von neuem die Windungen sich dicht an die Wirtspflanze anlegen, bis wieder eine Periode der Unempfindlichkeit mit weiteren Windungen folgt usf.

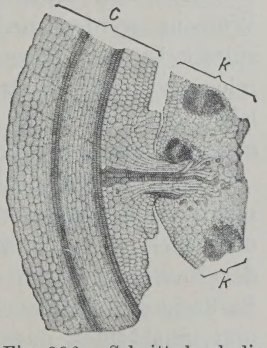


Fig. 386. Schnitt durch die Verwachsungsstelle einer Cuscuta *(c)* mit ihrem Wirte *(k)*.

240. Reduktionserscheinungen bei echten Saprophyten und echten Parasiten. Sowohl im Pflanzenreiche als im Tierreiche bringen ausgeprägt saprophytisches und parasitisches Leben einen morpho-

logischen Rückgang, eine Reduktion im ganzen Ernährungssystem mit sich. Diese Art der Lebensführung wirkt vereinfachend und reducierend auf den ganzen Organismus. Die betreffenden Organismen stammen zweifellos von höher organisierten Autophyten ab (Cuscuta von einer Convolvulus-ähnlichen Pflanze, Lathraea von einer grünen Rhinanthee, Monotropa von einer Pyrola-ähnlichen Pflanze usw.). Gleichzeitig mit dem Verschwinden oder der Verminderung des Chlorophylls bei den Phanerogamen auf so geringe Mengen, dass die Farbe des Sprosses gelblich, bräunlich oder rötlich wird, werden die Kohlensäure assimilierenden Organe, die Laubblätter, zu Schuppenblätter reduciert (siehe Humuspflanzen wie Coralliorhiza, Neottia, Epipogon und Monotropa oder Schmarotzer wie Orobanche (Fig. 382), Lathraea (Fig. 380), Cuscuta oder die ganz merkwürdigen pilzähnlichen Formen (S. 344). Diese Vereinfachungen ebenso wie einige der im folgenden angeführten Erscheinungen zeigen, wie ausser Gebrauch gesetzte Organe reduciert werden und verschwinden.

Die dem Lichte ausgesetzten Sprosse sind im allgemeinen ganz unverzweigt und müssen im Grunde genommen als Blütenstände oder Blüten aufgefasst werden, welche im Interesse der Fortpflanzung und der Samenverbreitung aus der Erde oder dem Körper der Wirtspflanze heraus emporgesandt werden; ihre einzige Funktion ist die Fortpflanzung (Fig. 380, 382, 384 und 385). Nur Cuscuta und Cassytha weichen etwas von diesem Bilde ab; der reich verzweigte Spross vermag hier die Pflanze über ein grösseres Areal hin auszubreiten. In Übereinstimmung mit der kurzen Lebensdauer, welche dem photophilen Sprosse nach dem Angeführten zukommt, sind auch die Festigungsgewebe in diesem reduciert.

Ferner wird das Wurzelsystem reduciert oder umgebildet. Bei den echten Saprophyten verschwinden die Wurzelhaare, und die Wurzeln sind oft kurz, dick und unverzweigt, oder aber sie verschwinden vollständig (siehe S. 28); bei Monotropa dagegen fungieren sie als Rhizom und stellen die wichtigsten unterirdischen Verbreitungs- und Überwinterungsorgane der Pflanze dar (Fig. 90, S. 59).

Bei den echten Schmarotzern verschwindet die Wurzelhaube, und die Wurzeln werden mehr und mehr in hyphenähnliche Fäden aufgelöst; zuletzt ist der ganze Ernährungsapparat zu äusserst feinen, fadenförmigen, reich verzweigten Strängen umgebildet, welche in der Wirtspflanze verborgen leben (z. B. Rafflesia, bei welcher jede einzelne der kolossalen Blüten eine ganze Pflanze repräsentieren soll, Pilostyles u. a.).

Die Fortpflanzungsorgane (die Blüten) verändern sich in der Regel nicht, wenn wir davon absehen, dass wir in vielen Fällen auch eine ausserordentlich weitgehende Reduktion der Eier und der Samen, hauptsächlich der Embryonen treffen. Besonders bei vielen Schmarotzern (Loranthaceen, Rafflesiaceen, Balanophoraceen) sind die Ovula bis zu dem Grade reduciert und umgebildet, dass zuletzt nur noch ein Embryosack im Inneren des Parenchyms des Blütenbodens oder der Fruchtblätter angelegt wird. Die Samen sind oft besonders klein und der Embryo wird

rudimentär, d. h. er stellt nur einen kugeligen oder ellipsoïdischen Haufen von Zellen ohne eine Andeutung von Kotyledonen oder Wurzeln dar (z. B. Orobanche, Monotropa, Balanophora u. a.).

Diese starke Reduktion bei Pflanzen wie den Balanophoraceen und Rafflesiaceen macht die Bestimmung ihrer Stellung im System zu einer schwierigen Aufgabe.

Wenden wir uns zu den niederen Pflanzen, so finden wir auch hier die gleiche Reduktion der Ernährungsorgane und dieselbe Unsicherheit über die verwandtschaftlichen Verhältnisse der „unvollständigen" Pflanzen. Ein Beispiel hierfür ist der Hefepilz; die Frage, ob er zu den Ascomyceten gehört oder nicht, ist noch immer umstritten. Die Tatsache, dass soviele Pilze und Flechten keine geschlechtliche Fortpflanzung haben, beruht vielleicht auf einem durch ihre Lebensweise hervorgerufenen Geschlechtsverlust.

Die Pilze sind sämtlich entweder echte Saprophyten oder echte Parasiten; ihre Ernährungsorgane sind daher äusserst einfache Mycelien, welche in oder auf dem Substrate leben und von welchen aus zu Zwecken der Vermehrung besondere Körper senkrecht emporwachsen, an welchen die Vermehrungsorgane entstehen. (Fig. 10, S. 9.)

241. Fakultative und obligate Saprophyten und Parasiten. Manche Pilze und Bakterien sind ausschliesslich Saprophyten, andere ausschliesslich Parasiten; wir nennen sie obligate Saprophyten resp. Parasiten. Unter den Bakterien ist z. B. Spirochaete Obermeieri, der Erreger des Rückfallfiebers, nur als Parasit im Blute der Kranken bekannt, die meisten pathogenen Bakterien aber lassen sich auch auf toten organischen Nährsubstraten züchten. Zu den obligaten Saprophyten gehören z. B. die Essig- und Milchsäurebakterien. Unter den Pilzen sind z. B. die Brand- und Rostpilze sowie der Pilz der Kartoffelkrankheit obligate Parasiten. Als fakultative Saprophyten resp. Parasiten bezeichnet man sie indessen, wenn sie allerdings in der Regel in einer bestimmten Art und Weise leben, gelegentlich aber auch der anderen folgen können. Man nennt sie fakultative Saprophyten, wenn sie in der Hauptsache als Parasiten leben, gegebenenfalls aber auch ausserhalb des Wirtorganismus leben können, z. B. Tuberkelbacillus; fakultative Parasiten heissen sie, wenn sie gewöhnlich als Saprophyten und nur gelegentlich als Parasiten auftreten. Bacterium coli z. B. führt gewöhnlich, sogar im Darm, eine saprophytische Lebensweise, kann aber auch pathogen werden. Ebenso kann der Honigpilz (Hallimasch, Agaricus melleus) sowohl als Schmarotzer auf Waldbäumen als auch als Humusbewohner auf abgestorbenen Bäumen und faulendem Holze leben. Zwischen fakultativen Saprophyten und fakultativen Parasiten lassen sich keine scharfen Grenzen ziehen. Manche Parasiten sind auf einen ganz bestimmten Wirt angewiesen; der Influenzabacillus z. B. parasitiert nur im Menschen, während andere Organismen „immun", d. h. unempfänglich für ihn sind.

Viele Parasiten schmarotzen nur in der Jugend, vollenden aber ihre Entwickelung im abgestorbenen Substrate z. B. Rhytisma, Empusa; das Gegenteil ist seltener der Fall.

242. Helotismus; Flechten. Zwischen Schmarotzer und Wirt besteht ein antagonistisches Verhältnis; der Schmarotzer zehrt von der Kraft des Wirtes, ohne ihm irgend einen Gegendienst dafür zu leisten. Ganz anders liegen die Verhältnisse zwischen den Flechtenpilzen und Flechtengonidien.

Die Flechten sind Doppelorganismen, zusammengesetzt aus einem Pilz und einer Alge („Gonidien"). Der Pilz hat die Alge vollständig in sich aufgenommen und umspinnt ihre Zellen aufs innigste mit seinen Hyphen oder dringt sogar mit Haustorien in sie ein (Fig. 387 *C*).

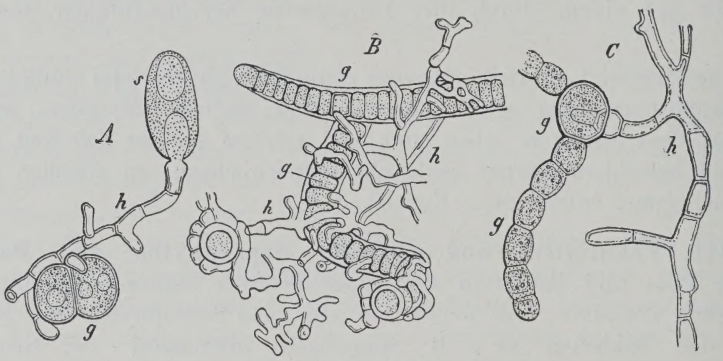


Fig. 387. Gonidientypen von Flechten. *g* Gonidien, *h* Hyphen. — *A* keimende Spore *(s)* von *Physcia parietina*, deren Keimfaden sich auf *Protococcus viridis* festsetzt. *B* ein Scytonemafaden, der von den Hyphen von *Stereocaulon ramulosum* umsponnen wird. *C* eine Hyphe von *Physma chalaganum* dringt in eine Zelle von *Nostoc* ein. (Bornet.)

Das Verhältnis zwischen den beiden ist wohl so aufzufassen, dass die Alge die Rolle eines im Pilze eingeschlossenen Hörigen (εἰλώτης) spielt, welcher durch seine Kohlensäureassimilation organische Stoffe produciert, während der Pilz Wasser und andere Nährstoffe liefert. Die Flechten wachsen ja meist an Stellen, wo ihnen ohne die Hilfe der Algen Kohlenstoff nicht erreichbar wäre. Die Algen neigen nicht zu dem Zusammenleben mit dem Pilz; sie sind in der Freiheit in grossen Mengen überall auf Baumstämmen, Felsen und Erde und dergl. verbreitet und gedeihen dort ausgezeichnet, besser als im Inneren des Pilzes; sie können beispielsweise im Pilz eingeschlossen fast niemals Schwärmsporen bilden, selbst wenn sie sonst diese Fähigkeit besitzen. Viele Algenzellen gehen im Innern der Flechte zugrunde; doch spielt sich dieser Prozess so langsam ab, dass die Zurückgebliebenen in der Zwischenzeit sich vermehren können. Die Gonidien wachsen und vermehren sich besonders in warmem und feuchtem Wetter rasch; viele werden durch häufige Teilungen von den Hyphen frei. Dass sie zu Zeiten im Inneren des Pilzes üppig wachsen, ja sogar üppiger als normalerweise, braucht nichts anderes zu sein als eine Hypertrophie, ein Zustand des Kränkelns, welchen der durch den

Pilz verursachte Reiz ausübt. Dagegen kann der Pilz nicht ohne die Alge existieren; seine Sporen können wohl keimen und der Keimfaden kann sich bis zu einem gewissen Stadium entwickeln, dann aber hört das Wachstum auf, wenn anders der Pilz sich nicht in den Besitz von Algenzellen setzen, sie mit seinen Hyphen umspinnen und als Gonidien in sich aufnehmen kann (siehe Fig. 387). Es hat sich in neuerer Zeit gezeigt, dass sogar Moosvorkeime (Bonnier, 1889), ja sogar eine rein organische Mischung von Nährstoffen (Alfr. Möller, 1887) dem Pilz den gleichen Nutzen bringen und ihn befähigen kann, Sporangien zu bilden. Immerhin besteht ein gewisses Gegenseitigkeitsverhältnis zwischen Pilz und Alge, insofern als auch jener der Alge Nahrung zuführt; da aber die Vorteile für die Alge, welche darin liegen sollen, dass sie in einem Körper eingeschlossen lebt, wo sie gegen Austrocknung besser gesichert ist, dadurch ganz illusorisch werden, dass die Alge ja nicht in der Freiheit lebt, so ist das Verhältnis doch wohl als eine Form von Parasitismus aufzufassen; die vielen eigentümlichen Abweichungen dieses Zusammenlebens vom typischen Parasitismus rechtfertigen für das Verhältnis einen besonderen Namen (Helotismus). — Das gleiche Verhältnis ist mit Consortium (Reinke) bezeichnet worden, mit welchem Ausdruck besonders die morphologische Einheit hervorgehoben werden sollte; doch ist dieser Name insofern weniger glücklich, als in ihm eine Gleichstellung der beiden Symbionten angedeutet wird.

Schon de Bary (1865) hatte die Doppelnatur der Flechten vermutet, aber erst Schwendener (1869) und nach ihm Bornet, Stahl, Treub, Bonnier, Möller u. a. haben die Beweise dafür geliefert. Diese Beweise sind teils analytischer, teils synthetischer Natur. Zu den ersteren gehören unter anderen: 1. Man hat niemals die beiden Zellformen des Thallus einer Flechte, die Hyphen und die Gonidien auseinander hervorgehen sehen. 2. Die Gonidien stimmen in Form und Bau ganz mit grünen oder blaugrünen Algen überein, welche in der Natur frei lebend überall vorkommen; einige von ihnen gehören zum Genus Pleurococcus, andere zu Chroococcus, Nostoc, Lyngbya u. a. (vergl. Fig. 387). 3. Legt man eine Flechte in Wasser, so verfaulen die Hyphen, die Gonidien aber leben weiter, und einige können nun sogar Schwärmsporen erzeugen. Man kann auch den Pilz für sich allein züchten, wenn man nur für organische Nährlösung sorgt. 4. Die Fruchtkörper gehen aus dem Hyphengewebe hervor und stimmen vollständig mit den Fruchtkörpern der Pilze überein und zwar die allermeisten mit denen der Ascomyceten, einige ganz wenige auch mit denen der Discomyceten. — Zu den synthetischen Beweisen gehört, dass man eine Flechte aus ihren beiden Componenten dadurch aufbauen kann, dass man keimende Pilzsporen zusammen mit Algen kultiviert (Fig. 387 *A*); kann aber der Keimfaden der Spore nicht in Verbindung mit Algen treten, so geht er zugrunde.

Als Parasymbiose hat man die Erscheinung bezeichnet, dass fremde Pilze auf den Flechten sitzen und ganz wie die Flechtenpilze selber den Gonidien Nahrung entnehmen. Unter Allelositismus dagegen versteht man (nach Norman) die Erscheinung, dass die Sporen fremder Flechten auf einem Flechtenthallus keimen und

auf diesem schmarotzen. Wir kennen Fälle, in welchen Pilze sowohl Hyphen als auch Gonidien einer Flechte angreifen.

243. Symbiose. Als Symbiose bezeichnet man das organische Zusammenleben zweier ungleichartiger Organismen, gleichgültig welcher Art dieses Zusammenleben ist (*σύν* zusammen, *βίος* Leben). Einige Formen von Symbiose sind antagonistisch (oder „antibiontisch), wobei der eine der beiden Organismen dem andern entgegenarbeitet (Parasitismus), andere Formen sind vielleicht mutualistisch, d. h. die beiden Organismen helfen einander, und es existiert zwischen den beiden ein Gegenseitigkeitsverhältnis; von manchen Forschern wird der Ausdruck bloss in diesem Sinne gebraucht. Wir kennen eine grosse Menge von symbiontischen Beziehungen, angefangen mit der ganz innigen Verbindung der Organismen, wie sie in Parasitismus oder Helotismus zutage tritt, bis zu dem viel loseren Zusammenleben, wie es meist zwischen Epiphyten und den Pflanzen, welche sie tragen, stattfindet, oder wie wir es in Pflanzengesellschaften beobachten können, z. B. zwischen Waldbäumen und den mit diesen lebenden und mehr oder weniger streng an sie geknüpften Waldkräutern, oder endlich dem etwas innigeren Zusammenleben, welches wir zwischen Ameisen und bestimmten Pflanzen (den myrmekophilen Pflanzen) finden. In sehr vielen Fällen sind wir noch vollkommen im unklaren darüber, welcher Art eigentlich das Verhältnis zwischen den beiden ist, welchen Nutzen der eine Organismus vom anderen hat (vergl. S. 321). Ausser den bisher angeführten Fällen (siehe S. 321 ff., Bakterien der Leguminosen, Helotismus usw.) seien noch folgende angeführt:

244. Mycorrhiza (d. h. „Pilzwurzel"; von *μύκης* Pilz, *ῥίζα* Wurzel) hat Frank die Wurzeln vieler Pflanzen genannt, welche in einer eigentümlich symbiontischen Verbindung mit (sterilen) Hyphen verschiedener Pilze stehen. Die Mycorrhizen treten in zwei Formen auf: ectotroph und endotroph (*τροφή* Unterhalt, Nahrung; *ἐκτός* aussen; *ἔνδον* innen).

Ectotrophe Mycorrhizen finden wir bei der Buche, der Eiche und anderen Amentaceen, der Linde, der Fichte, Tanne und anderen Nadelhölzern; unter den chlorophyllosen Pflanzen bei Monotropa. Die äussersten Wurzelspitzen und diejenigen Teile der Wurzel, durch welche die Nahrungsaufnahme vorzugsweise stattfindet, sind bei diesen Pflanzen mit einem dicht schliessenden Mantel von Hyphen umsponnen, welch letztere auch ein wenig in die Scheidewände zwischen den äussersten Zellen eindringen. Diese Scheide von Hyphen ist also dicht mit der Wurzel verwachsen und bildet mit dieser zusammen eine neue morphologische Einheit. Wurzelhaare werden an solchen Wurzeln nicht gebildet. Dagegen werden von der Pilzscheide Hyphen ausgesandt, welche, oft auf lange Strecken hin, in die Erde hinauswachsen und anscheinend als Wurzelhaare fungieren (Fig. 388). Die Nährstoffe, welche die höheren mit Mycorrhizen ausgestatteten Pflanzen aus der Erde aufnehmen, müssen also offenbar die Pilzscheide passieren. Die Wurzeln nehmen ungewöhnliche Formen an, sie sind reicher verzweigt, oft korallenförmig und stärker angeschwollen als gewöhnlich (siehe Fig. 388).

Die Pflanzen mit ectotrophen Mycorrhizen wachsen fast alle in humösen Böden (Moorboden, auf Heiden und in Wäldern, auf Torfboden und ähnlichen), wo unvollständig zersetzte Pflanzenreste reichlich aufgehäuft sind, und die Mycorrhizenbildung scheint gerade da am kräftigsten zu sein, wo der Boden den reichsten Gehalt an solchen Stoffen aufweist; immerhin ist das Vorkommen der Mycorrhizen durchaus nicht unbedingt abhängig von dem Humusgehalt des Erdbodens, im Gegenteil finden sich Mycorrhizen auch in ganz humusfreiem Boden und fehlen z. B. überhaupt an keinem Standorte der Bergkiefer.

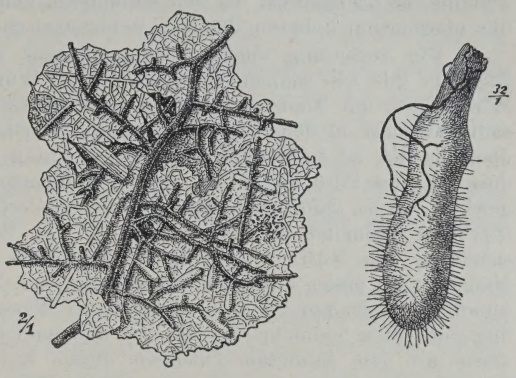


Fig. 388. Wurzelenden der Buche mit Mycorrhizenbildungen; aus Waldmoorboden. Die Wurzelzweige breiten sich zwischen den teilweise verwesten Blattresten aus und sind an der Spitze deutlich angeschwollen. Rechts (vergrössert) eine zur Mycorrhiza umgebildete Wurzel. (P. E. Müller.)

Dass die Mycorrhizenbildung für die grüne Pflanze von Vorteil ist, scheint aus Franks Versuchen hervorzugehen, welcher nachwies, dass z. B. die Buche in einer Erde, die durch Erwärmung auf 100° von Pilzhyphen befreit war, keine Mycorrhizen bildete und schlecht gedieh; doch ist damit ja noch nicht bewiesen, dass daran wirklich der Mangel an Mycorrhiza oder nicht vielmehr der Mangel an den vielen anderen in normalem Erdboden wirkenden niederen Organismen schuld ist, welche ja ebenfalls bei dem eingeschlagenen Verfahren zugrunde gehen.

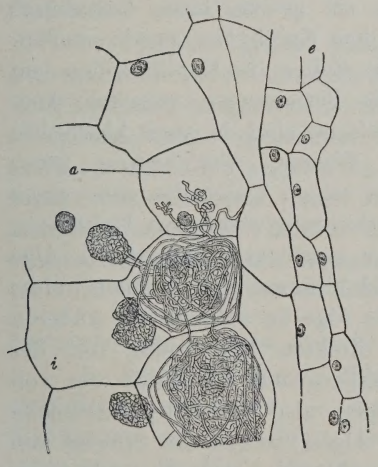


Fig. 389. Aus einem Längsschnitt von *Neottia nidus avis* (in der Nähe der Wurzelspitze). *e* Epidermis; unten in der Rinde zwei mit Pilzhyphen gefüllte Zellen; in den oberen Zellen fehlen die Pilzhyphen, doch sind solche eben im Begriffe, in die Zellen *a* und *i* einzuwandern. (Frank.)

In den endotrophen Mycorrhizen leben die Pilzhyphen in den Rindenzellen ein wenig unterhalb der Wurzeloberfläche; innerhalb einer gewissen Zone finden sich hier viele mit dichten Hyphenknäueln erfüllte Zellen (Fig. 389). Schon bei einer Anzahl von Kryptogamen finden wir solche Verhältnisse; Pilzhyphen leben z. B. häufig im Thallus einer Anzahl von Lebermoosen (Marchantia, Pellia, Preissia), und können selbst bis in die Rhizoïden auslaufen, ebenso in den Vorkeimen der Farne und Lycopodien. Ferner kommen sie in der Wurzelrinde vieler Phanerogamen vor, vorzugsweise von solchen, welche auf humus-

reicher Erde wachsen (Orchideen [Fig. 389], Ericaceen, Empetrum, die eigentlichen saprophytischen Phanerogamen u. a).

Mycorrhizen fehlen bei den schwimmenden und submersen Pflanzen, bei der Familie der Cyperaceen, bei den Cruciferen, den Farnen und anderen. Doch können die allermeisten höheren Pflanzen wenigstens gelegentlich Mycorrhizen führen.

Die Bedeutung dieses Zusammenlebens ist uns noch nicht vollständig klar. Dass der Pilz von seinem Aufenthalt in der Wurzel Vorteil haben muss und von der Wirtspflanze mit Nahrung versehen wird, müssen wir als gegeben ansehen; weshalb sollte er sonst in den Wirt eindringen. Welchen Vorteil etwa die Wirtspflanze von dem Pilz hat, ist zweifelhaft. Wenn z. B. Frank meint, dass die Wirtspflanze dadurch, dass sie diese Pilze aufzehrt, sowohl kohlenstoff- als auch stickstoffhaltige Nahrung gewinnt, so ist dafür noch kein Beweis geliefert. Stahl (1900) nimmt an, dass Mycorrhizen besonders da vorkommen, wo die Pflanzen Schwierigkeiten mit der Beschaffung von Nährsalzen haben; wo diese letzteren der Pflanze in reichlicher Menge durch einen kräftigen Wasserstrom zur Verfügung stehen, seien Mycorrhizen überflüssig. Andere Pflanzen mit geringer Wasserdurchströmung bedürfen ihrer, und das gelte ganz besonders für die auf humusreichem Boden wachsenden Pflanzen, da diese mit den zahllosen Pilzfäden dieser Erdarten in Konkurrenzkampf um die Nahrung treten müssten. Pflanzen auf solchem Boden hätten es fertig gebracht, sich bestimmte Pilze „untertan" zu machen, welche ihnen stickstoffhaltige organische Stoffe verschafften; als Entgelt lieferten sie den Pilzen Kohlehydrate u. dergl. aus den Blättern. Es ist natürlich, dass Pflanzen, welche wie Monotropa und bestimmte echt saprophytische Orchideen Humus nicht entbehren können, von dem Zusammenleben mit Pilzfäden zur Aufnahme von organischer Substanz wohl ihren Vorteil haben können. Die mycotrophen Pflanzen (d. h. von Pilzen ernährten) Pflanzen verhielten sich demnach wie die insektenfressenden Pflanzen.

245. Andere Fälle von Symbiose. Man kennt auch eine Reihe von Beispielen dafür, dass Algen in den Geweben autophyter Pflanzen sich einnisten. In vielen Fällen suchen sie gewiss bloss Unterkunft (Raumparasitismus), und sind insofern den Epiphyten gleichzustellen. Vielleicht gehören hierher die Algen, welche zu Zeiten die Kapillarzellen von Sphagnum bewohnen. Etwas enger sind die Beziehungen zwischen Anabaena und Azolla; die Blätter dieses Wasserfarns sind in zwei Abschnitte geteilt, von denen der eine auf dem Wasser, der andere unter Wasser lebt. Der obere Abschnitt trägt an seiner Unterseite stets einen durch eine Öffnung mit dem Wasser in Verbindung stehenden Hohlraum, in welchem man ausnahmslos Ketten der erwähnten blaugrünen Alge antrifft. Es wäre merkwürdig, wenn diese Hohlräume sich bildeten, ohne zu andern Zwecken als zur Unterkunft für die Alge zu dienen. In anderen Fällen werden die Algen soweit von der direkten Verbindung mit der Aussenwelt abgeschlossen, dass sie ihre Nahrung nur mit Hilfe der von ihnen bewohnten Pflanze aufzunehmen vermögen, also eine Art parasitischen Lebens führen. So verhält es sich mit den Algen, welche die Sprosse von Gunnera bewohnen. Auf Längsschnitten durch die dicken Stengel dieser Pflanze sieht man verstreute blaugrüne Flecken an der Peripherie in der Rinde etwas unterhalb der Oberfläche; sie werden durch Nostoc punctiforme gebildet, welches durch Schleimkanäle zwischen die Nebenblätter eindringt. Ebenso wie diese Alge kann auch Nostoc lichenoides, dessen Kolonien im Inneren von Anthoceros laevis und Blasia pusilla leben, ausserhalb der

Wirtspflanze gedeihen, und beide dringen durch vorgebildete Öffnungen (Spaltöffnungen u. a.) in die Wirtspflanze ein. Da aber Nostoc bei Gunnera auch in die Zellräume eindringt, so ist diese Alge wohl als fakultativer Parasit aufzufassen. Jönsson hat gezeigt, daß auch andere Algen sich in ähnlicher Weise wie jene in den Stämmen von Gunnera einrichten können. In Cycadeenwurzeln, welche über den Boden heraustreten und mehr oder weniger gabelförmig verzweigt sind, treten ebenfalls tief in die Rinde eingeschlossen Nostockolonien in den Intercellularräumen zwischen zwei mittleren Rindenzellschichten auf. Sie müssen zweifellos, wenigstens zum Teil, von der Wirtspflanze ernährt werden; und selbst in Wurzeln, welche lange Jahre hindurch von Erde bedeckt waren, in denen sie also sicher nicht Kohlensäure assimilieren können, gedeihen sie gut.

Wir kennen auch Symbiose zwischen Algen und Tieren. Der Süsswasserpolyp Hydra viridis verdankt seine grüne Farbe einer kleinen Alge Zoochlorella, welche man für Chromatophoren im Inneren des Tieres halten könnte; sie erscheint schon in den Eiern der Hydra. Die Süsswasserschwämme (Spongilla) erscheinen grün von den in ihnen lebenden Algen. In meerbewohnenden Tieren leben Xanthellen, welche ihnen eine gelbe Farbe verleihen.

246. Ein Rückblick auf die oben dargestellte Assimilation organischer Nährstoffe bei den Pflanzen zeigt uns ganz allmählige Übergänge zwischen den ausgeprägtesten Autophyten einerseits und anderseits den weitgehendsten Saprophyten und Parasiten, welche vielleicht überhaupt keine neuen Verbindungen aus rein anorganischem Stoff bilden. Wir können folgende Stufenreihe aufstellen:

1. Typische grüne Autophyten können aus rein anorganischen Nährstoffen ihren ganzen Bedarf an organischen Material, sowohl Kohlehydraten und anderen stickstoffreien Stoffen als auch an Eiweissstoffen, phosphorhaltigen organischen Verbindungen usw. decken. Doch sind sie auch imstande, dargebotenes organisches Material verschiedener Natur auszunutzen (vergl. S. 334), und in frühester Jugend werden die hierher gehörenden Pflanzen (als Embryo, Spore u. dergl. oder als Keimpflanze) vorwiegend mit organischen Stoffen ernährt. — Die Salpeterbakterien mit ihrer chemosynthetischen Kohlensäureassimilation und ihrer Unfähigkeit, die meisten organischen Stoffe zu verwerten (S. 299), gehen vielleicht von allen Autophyten am weitesten, wiewohl ihnen Chlorophyll fehlt.

2. Insektenfangende Pflanzen und Halbparasiten mit Kohlensäureassimilation verlangen — die ersteren jedenfalls an ihren natürlichen Standorten — zu ihrem Gedeihen die Zufuhr stickstoffhaltiger organischer Stoffe. Hierher gehören vielleicht die Mykorrhizenpflanzen. Dabei müssen wir annehmen, dass all diese Pflanzen ganz ebenso wie die typischen Autophyten auch stickstoffreies organisches Material verwerten können.

3. Chlorophyllose Pflanzen ohne Kohlensäureassimilation, welche, wenn ihnen ausser Mineralstoffen ein stickstoffreier organischer Körper

(Zucker, weinsaure Salze u. dergl.) als Nahrung geboten wird, Eiweiss und andere stickstoffhaltige Stoffe aus salpetersauren Salzen resp. Ammoniaksalzen selbst producieren können. Hierher gehören viele als „Schimmel" bekannte Pilze und viele Bakterien, Hefen usw.; einige können Salpetersäure (welche den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen am fernsten steht) ausnützen, während andere (z. B. Hefen) Ammoniak bedürfen, welches den Amiden näher steht.

4. Chlorophyllose Pflanzen ohne Kohlensäureassimilation, welche zu ihrem Gedeihen sowohl Kohlenstoff als auch Stickstoff in organisch gebundener Form verlangen. Hierher gehören besonders viele Parasiten; so stellen gewisse pathogene Bakterien besondere Anforderungen an die Beschaffenheit des Nährbodens derart, dass wir sogar annehmen müssen, dass auch der notwendige Phosphor und andere Mineralstoffe nur ihren organischen Verbindungen entnommen werden können. Doch selbst bei den Heterophyten, deren Ernährungsbedürfnisse ganz denen der höheren Tiere entsprechen, gehen überall aufbauende Tätigkeiten vor sich, wenn auch in viel schwächerem Grade als bei den übrigen drei Gruppen.

Wie wir in Kap. 41 des näheren sehen werden, existieren also nur graduelle Unterschiede und keine eigentlichen Wesensverschiedenheiten zwischen der Art der Ernährung bei den Autophyten, den Heterophyten und den Tieren.

Kap. 38. Gärung und Fäulnis; Vorkommen und Rolle der Mikroorganismen in der Natur.

247. Alkoholische Gärung. Wir haben auf S. 289 davon gesprochen, dass Pflanzen bei Mangel an freiem Sauerstoff ihre Abbauprozesse fortsetzen können, und dass bei dieser sog. Selbstgärung, wahrscheinlich durch die Wirkung eines in geringer Menge vorhandenen Enzyms, Alkohol und Kohlensäure gebildet werden. Die alkoholische Gärung beruht auf dem gleichen Prinzip. Viele Mikroorganismen producieren, wenn sie in einer zuckerhaltigen Nährlösung unter Luftabschluss gezogen werden, Alkohol und Kohlensäure. Die allermeisten Arten der eigentlichen Hefepilze (die Saccharomyceten), von denen bereits auf S. 7 und S. 137 die Rede war, können Alkohol in sehr beträchtlichen Mengen bilden, und verdienen daher vollkommen die Bezeichnung als „Pilze der alkoholischen Gärung". Bei der Gärung werden oft recht bedeutende Wärmemengen entwickelt. Die Hefepilze sind an Sauerstoffmangel bis zu einem so hohen Grade angepasst, dass sie fast ohne Sauerstoff gedeihen können, vorausgesetzt dass ihnen Zucker zur Verfügung steht. Auf der andern Seite neigen sie so sehr zur Bildung von Alkohol und Kohlensäure, dass sie sich daran meist selbst bei sehr reichlicher Zufuhr von Sauerstoff nicht hindern lassen. Es spaltet nämlich hier ein in relativ reichlicher Menge in den Hefezellen vorhandenes Enzym, die Zymase, den Zucker in Kohlensäure und Alkohol (Buchner). Die Zymase wirkt unmittelbar auf Glykose und andere Monosaccharide. Rohrzucker muss dagegen erst invertiert werden; die Hefepilze besorgen diese

Inversion meist durch Ausscheidung von Invertase (S. 296). Bestimmte alkoholerzeugende Mikroorganismen (Monilia candida) geben indessen keine Invertase ab, doch findet sich dieses Enzym — in ähnlicher Weise wie die Zymase — hier im Inneren der Zelle (Fischer). — Dass begrenzte Lüftung der zuckerhaltigen Flüssigkeit (z. B. Bierwürze, Most) die Gärung beschleunigt, beruht darauf, dass die Hefepilze sich eben unter der Einwirkung der Lüftung schneller entwickeln und vermehren, und dass also in kurzer Zeit eine verhältnismässig grosse Menge von neuen Hefezellen entsteht. Bestimmte Mucorarten rufen in zuckerhaltigen Flüssigkeiten bei Sauerstoffmangel lebhafte alkoholische Gärung hervor und wachsen unter stetiger Neubildung von Zellen immer weiter; doch weichen diese neugebildeten Zellen völlig von den für diese Pilze normalen ungeteilten Hyphen ab; sie nehmen kugelige Formen an, welche etwas an die Hefepilze erinnern („Kugelhefe"). Bei der alkoholischen Gärung entstehen nicht nur Alkohol und Kohlensäure, sondern als Produkte des Stoffwechsels auch andere Körper, z. B. Glycerin, Bernsteinsäure, Aldehyde usw. in Mengen, welche je nach den Umständen, wie der Art des Hefepilzes, der chemischen Zusammensetzung des Nährbodens usw. sehr bedeutend schwanken.

Die alkoholische Gärung ist der wichtigste Zweig der Gärungsindustrie. Während man früher geglaubt hatte (Pasteur), dass man nur die Hefe von Bakterien frei zu halten brauche, hat E. Chr. Hansen nachgewiesen, dass es ganze Reihen von verschiedenen Hefearten oder -Rassen gibt, deren Wert für die Praxis sehr verschieden ist und unter welchen einige in hohem Masse die Qualität des Produktes beeinträchtigen können. Die Fabrikation von Spiritus, die Herstellung von Wein, Bier und anderen vergorenen Getränken beruht auf alkoholischer Gärung, und auch die Gärung des Brotteiges ist im wesentlichen eine alkoholische Gärung. Als Beispiel lässt sich folgendes anführen:

Bei der Bierbrauerei wird im wesentlichen folgendermassen verfahren: Gerste wird eingeweicht und ungefähr 8 Tage lang der Keimung überlassen. Das gekeimte Korn (Grünmalz) wird durch heisse Luft auf einer sog. Darre (Darrmalz) getrocknet. Nachdem das Malz etwas gelagert hat, werden die Würzelchen mechanisch entfernt; das Malz wird zerkleinert und mit lauem Wasser verrührt und die Temperatur nach und nach auf etwa 60° gebracht (Maischprozess). Nun werden die Schalen und andere ungelöste Teile (Treber, als Viehfutter verwendet) abgesiebt und der klare süsse Malzauszug (die Würze) wird mit Hopfen gekocht, wiederum gesiebt, abgekühlt, gelüftet und in den Gärkeller gebracht, wo er in Schieferbottichen mit Reinkulturen von Hefen der gewünschten Rasse versetzt wird. Nach dem Zusatz der Hefe vergärt die Würze zu Bier; je nach der darzustellenden Biersorte wird die Temperatur dabei auf etwa 4—5° oder bei 10—16 % gehalten. Nach dem Abschluss der Gärung ist indessen das Bier noch trüb und untrinkbar; erst nach mehrmonatlicher Lagerung in grossen Fässern bei ungefähr 2° (Nachgärung) ist es zum Genusse reif. — Bei der Keimung des Gerstenkornes wird ein Teil seiner Stärke in Zucker und ein Teil der Eiweissstoffe zu Amiden und anderen löslichen Stickstoffverbindungen umgewandelt. Ausserdem tritt durch Atmung ein Stoffverlust ein, welcher besonders die Kohlenhydrate trifft. Bei dem Maischprozess wird die gesamte, noch zurückgebliebene Stärke mit Hilfe der diastatischen Enzyme des Malzes (S. 296)

in Zucker und Dextrin übergeführt. Bei der Gärung verschwindet der grösste Teil des Zuckers und wird in Alkohol und Kohlensäure gespalten; die überwiegende Menge der Kohlensäure entweicht in Gasform. Das Bier enthält, neben ungefähr 90 % Wasser, Alkohol (3—5 %), Extraktivstoffe (Dextrin und etwas Zucker, im Ganzen 4—6 %), sowie Kohlensäure. Zur Orientierung über den Verlauf des Prozesses seien einige Zahlen (nach Kjeldahl), berechnet auf 100 Teile Gerstentrockensubstanz und die daraus gewonnene Ausbeute, zu einer Tabelle zusammengestellt.

Es enthalten	Gerste (trocken)	Malz (trocken)	Würze	Bier
Trockenstoff	100	91	70	26 (+ 24 Alkohol)
Stärke	68	50	0	0
Zuckerarten	1	9	48	6
Cellulose und ähnliche Körper	13	13	0	0
Dextrin und andere Gummiarten	3	4	17	16,5
Stickstoffhaltige Körper	10	10	3,5	2,5
Fett	2,5	2,5	0	0
Asche	2,5	2,5	1,5	1
Alkohol	—	—	—	21
Wasser	—	—	442	442

So grosse Bedeutung auch die verschiedenen Eigenschaften der Mikroorganismen für die Gärungsindustrie besitzen und in so hohem Masse auch die zur Verwendung kommenden Arten von Mikroorganismen dem Verlauf der Gärung und dem Produkte selber ihr Gepräge geben, so darf man doch nicht übersehen, dass es dabei auch wesentlich auf die in Gärung gebrachten Rohmaterialien ankommt, ebenso wie auch die Lokalität, in welcher die Gärung sich abspielt, wie es scheint, oft ihre Bedeutung für feinere Nuancen im Charakter des Endproduktes besitzt.

248. Besondere durch Bakterien hervorgerufene Gärungen. Während die typische alkoholische Gärung auf dem Enzym Zymase beruht, hat man nur für eine einzige der durch Bakterien hervorgerufenen Gärungen ein Enzym nachweisen können; für andere ist die Gegenwart eines Enzyms wenigstens wahrscheinlich. Als Beispiele seien die folgenden Gärungen angeführt:

Milchsäuregärung. Überlässt man Milch sich selbst, so wird sie bekanntlich meist sauer, d. h. es bildet sich eine gewisse Menge von Milchsäure. Diese Milchsäure entsteht durch Spaltung des Zuckers der Milch, ein Prozess, der meist durch sog. Milchsäurebakterien hervorgerufen und als Milchsäuregärung bezeichnet wird. Zahlreiche Bakterienarten besitzen übrigens die Fähigkeit der Milchsäurebildung neben anderen Eigenschaften, und nicht allein Milch und Rahm, sondern auch andere, Zucker und Eiweissstoffe enthaltende Flüssigkeiten, wie z. B. Fruchtsäfte, ferner

aufgehäufte frische Pflanzenteile u. dergl. können infolge einer durch Bakterien hervorgerufenen Milchsäurebildung sauer werden. Die Milchsäurebildung hört auf, wenn der Milchsäuregehalt des Substrats auf 0,2—0,5 % gestiegen ist. Neutralisiert man die Säure, etwa mit kohlensaurem Kalk, so kann der Vorgang von neuem beginnen. Wahrscheinlich wirkt auch hier ein Enzym mit.

Neben Milchsäure entsteht gleichzeitig eine Reihe von andern Stoffen, unter anderem ein wenig Kohlensäure. Die Gegenwart von Sauerstoff ist notwendig, doch wird er bei diesem Gärungsprozess nur in sehr geringer Menge verbraucht. Das „Dickwerden" der sauren Milch beruht in den meisten Fällen teilweise auf der Einwirkung der Milchsäure, doch kennen wir auch Bakterien, welche ohne Säurebildung durch Ausscheidung gewisser Enzyme den Eiweissstoff der Milch zum „Gerinnen" bringen. Im Molkereiwesen spielen die Milchsäurebakterien eine sehr bedeutende Rolle bei der Säuerung des Rahms vor dem Buttern.

Essigsäuregärung. Flüssigkeiten mit geringen Mengen von Alkohol, z. B. Bier, leichtere Weine u. dergl., werden besonders bei einer Temperatur von 20—30° leicht sauer, und zwar bildet sich Essigsäure durch unvollständige Oxydation des Alkohols. Diese Oxydation lässt sich auf die Tätigkeit verschiedener aërober Bakterien, der Essigsäurebakterien, zurückführen, welche oft als graue Haut die betreffende Flüssigkeit überziehen und verhältnismässig sehr schnell grosse Mengen von Alkohol umzubilden vermögen.

Buttersäuregärung. Aus verschiedenen Kohlehydraten und verwandten Körpern, möglicherweise auch aus Eiweissstoffen, kann durch die Einwirkung bestimmter Bakterien Buttersäure unter gleichzeitiger Bildung von Kohlensäure, Wasserstoff usw. entstehen. Diese Gärung, für welche die günstigste Temperatur zwischen 25—30° liegt, ist ein Spaltungsprozess ohne Oxydation. In der Natur ist die Buttersäuregärung weit verbreitet. Lässt man z. B. saure Milch längere Zeit ohne reichlichen Luftzutritt stehen, so beobachtet man oft Buttersäuregärung, und der gleiche Prozess tritt häufig ein, wenn Pflanzenteile unter Wasser oder in feuchten zusammengepressten Massen faulen. Der unangenehme, säuerlich-faule Geruch, den man an solchem Material wahrnimmt, beruht in der Hauptsache auf Buttersäurebildung. Diese Gärung wird durch mehrere Bakterienarten hervorgerufen (Bacillus butyricus, Bacillus amylobacter u. a.). Am häufigsten vorkommend und am besten bekannt ist ein Bacillus, der sich dadurch auszeichnet, dass er streng anaërob ist und sehr deutliche Sporenbildung besitzt (Fig. 390). Es scheinen indessen auch andere, sogar bestimmte aërobe Bakterienarten Buttersäure bilden zu können; Buttersäure tritt übrigens bei Fäulnisprozessen häufig auf.

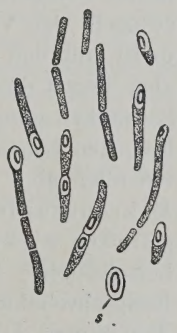


Fig. 390. Der gewöhnliche Buttersäurebacillus (*Bacillus amylobacter*). Mehrere Bacillen zeigen Sporenbildung ($^{600}/_{1}$). Die Geisseln sind nicht sichtbar. *s* reife Spore, stärker vergrössert. Die äusserste Schicht der Membran ist gelatinös. (Prazmowsky).

Als Sumpfgasgärung bezeichnet man einen bis jetzt noch nicht genauer bekannten Gärungsprozess, bei welchem verschiedene Kohlenhydrate, Holzstoff u. dergl., sogar Cellulose, welche ja sonst nicht leicht angreifbar ist, ohne die Mitwirkung von Sauerstoff, im wesentlichen zu Kohlensäure und Sumpfgas zersetzt werden. Diese Gärung (auch Cellulosegärung genannt) kommt in der Natur sehr weit verbreitet vor, unter anderem auch im Darmkanale vieler Pflanzenfresser, und ist zweifellos eine Hauptursache der Gasbildung in Sümpfen und ähnlichen Stellen, wo Pflanzenteile ohne Zutritt von Luft sich zersetzen. Sind Eiweissstoffe oder andere schwefelhaltige Körper in reichlichen Mengen vorhanden, so können gleichzeitig bedeutende Mengen von Schwefelwasserstoff entstehen. Über Schwefelbakterien siehe S. 322.

Harnstoffgärung nennen wir die Umbildung des Harnstoffs zu kohlensaurem Ammoniak unter Wasserbindung: $CO < \frac{NH_2}{NH_2} + 2\,H_2O = CO_3 < \frac{NH_4}{NH_4}$. Dieser Vorgang beruht auf der Tätigkeit gewisser Mikrokokken mit Hilfe eines besonderen Enzyms, der Urase, welche also zu den hydrolysierenden Enzymen gehört. Der Prozess ist sehr verbreitet und verursacht den ammoniakalischen Geruch stehenden Harns.

249. Mischgärungen (Complicierte Gärungen). In den vorigen Paragraphen haben wir einige der wichtigsten Gärungsprozesse voneinander getrennt betrachtet. Wo man, wie in Laboratorien und in manchen Industriezweigen, den Verlauf der Gärungen zum Teil beherrschen kann, arbeitet man meist mit den einzelnen Arten von Mikroorganismen für sich. Ganz anders aber liegen die Dinge, wo dem Zutritt der Mikroorganismen keine künstlichen Schranken gezogen werden: hier spielen sich die verschiedenen Wirkungen dieser kleinsten Lebewesen in bunter Mannigfaltigkeit, teils gleichzeitig, teils nacheinander ab. Da nun die Produkte einer Gärung häufig auf die Mikroorganismen selbst, welche sie hervorgerufen haben, ungünstig wirken, anderen aber oft zur Nahrung dienen können — Alkohol beispielsweise ist für Hefe meist schädlich in Concentrationen, welche die Essigsäurebakterien noch ausnützen können —, so ist leicht verständlich, dass einige Arten von Mikroorganismen durch ihren Stoffwechsel gewissermassen den Boden für bestimmte andere vorbereiten. Überlassen wir z. B. Milch sich selbst, so wird sie gewöhnlich zuerst sauer werden; in der schwach sauren Flüssigkeit werden Hefen und an ihrer Oberfläche Schimmelarten günstige Entwickelungsbedingungen finden, während die Milchsäurebakterien bald ihre Wirksamkeit aufgeben müssen. Später, wenn diese Sauerstoff verbrauchenden Mikroorganismen der Milch den freien Sauerstoff entzogen haben und durch fortgesetzten Verbrauch den Zutritt von Sauerstoff zu den tieferen Schichten der Flüssigkeit verhindern, werden anaërobe Bakterien wie Buttersäurebakterien, usw. zur Entwickelung gelangen können. Die Säuerung des Rahms muss in vielen Fällen als eine solche „complicierte Gärung“ aufgefasst werden; ebenso die Gärung, durch welche aus Milch Kefir fabriziert wird, die Gärung der Tabaksblätter und zum Teil auch die Vorgänge, welche sich bei der sogenannten „Reifung“ von Käse abspielen.

Solche complicierte Gärungen oder „Mischgärungen“ können einen ganz anderen Verlauf nehmen, als man von vornherein nach den Wirkungen der einzelnen Mikroorganismen in Reinkultur vermuten könnte.

Kefir ist ein moussierendes, säuerliches, schwach alkoholisches Getränk, welches aus Milch hergestellt wird; dabei wirken Hefepilze und gewisse Bakterien zusammen. Einige von diesen Mikroorganismen geben proteolytische Enzyme ab, welche auf den Käsestoff der Milch einwirken, andere bilden aus dem Milchzucker Säuren, wieder andere Monosaccharide, welche einer alkoholischen Gärung unterliegen.

250. Die Natur der Gärungsprozesse. Der Begriff Gärung war ursprünglich nahe verwandt dem Begriff kochen, sieden, brausen u. dergl. (lat. fermentatio, wird abgeleitet von fervere kochen; das Wort Gärung stammt, durch das Gotische, wohl vom griechischen ζέσις sieden, sprudeln). Das Schäumen und die Temperaturerhöhung des Traubensaftes bei der Gärung, das Aufgehen des Brotteiges und die Schaumbildung bei der Biergärung erinnern ja an das Kochen, unterscheiden sich davon jedoch darin, dass sich der Vorgang ohne Zufuhr von Wärme abspielt. In alten Zeiten hat man wohl auch Kohlensäureentwickelung bei chemischen Prozessen zu den Gärungen gerechnet, welche damals als lebhafte, meist von Gasentwickelung begleitete Umwandlungsprozesse, besonders organischer Stoffe, charakterisiert wurden, deren Ursache vollkommen unbekannt war. Erst als die Erkenntnis sich Geltung verschaffte, dass der am längsten und besten bekannte Vorgang der alkoholischen Gärung durch lebende Mikroorganismen bedingt werde, gewann die Diskussion über die Natur der Gärungen an Bedeutung für die Weiterentwickelung unserer Erkenntnis auf diesem Gebiete. Der französische Forscher Cagniard Latour (1836) hat das Verdienst, mit voller Klarheit hervorgehoben zu haben, dass die alkoholische Gärung auf der Lebenstätigkeit der Hefepilze beruht, also der Mikroorganismen, welche die Hauptmasse der Hefe, d. h. des Bodensatzes von gärendem Traubensaft, Bierwürze u. dergl. ausmachen. Auch deutsche Forscher (Schwann u. a.) nahmen den gleichen Standpunkt ein; indessen gelangte Liebigs rein chemische Auffassung der Gärung doch zur Herrschaft, bis Pasteurs Arbeiten aus der Mitte des 19. Jahrhunderts die Bedeutung der Lebenstätigkeit der Hefepilze in den Vordergrund des Interesses stellten.

Von Pasteur lässt sich die moderne Auffassung datieren, dass die Gegenwart bestimmter Mikroorganismen unter den für die betreffenden Gärungsprozesse im übrigen notwendigen Bedingungen die Ursache für die Gärungen bildet. Als Pasteur die Anaërobiose (S. 290) entdeckte, und da er — mit Unrecht — annahm, dass alkoholische Gärungen nur bei Sauerstoffausschluss vor sich gehen, so stellte er den Satz auf, dass Gärung „Lebenstätigkeit ohne Sauerstoff“ sei. Dass diese Lehre unhaltbar ist, geht schon aus den letzten Paragraphen hervor. Wir können indessen sagen, dass die Gärungen, wie sie sich in der Natur abspielen, von lebenden Wesen verursachte Abbauprozesse sind, entweder derart, dass dieser Abbau ganz ohne Mitwirkung von Sauerstoff vor sich geht, oder doch derart, dass er nur eine unvollständige Oxydation mit sich bringt.

Man hat zwischen zwei verschiedenen Arten unterscheiden wollen, wie durch Lebewesen Gärungen hervorgerufen werden können: entweder unmittelbar durch die Tätigkeit ihres lebenden Protoplasma, oder mittelbar dadurch, dass sie Enzyme hervorbringen (siehe S. 293), welche dann ihrerseits die

Umsetzung der betreffenden organischen Stoffe bewirken. Gärungen, welche unmittelbar auf Lebenstätigkeit beruhen sollten, wurden „echte" Gärungen genannt, während die Enzymwirkungen als „unechte" Gärungen bezeichnet wurden. Diese Einteilung lässt sich indessen durchaus nicht mehr durchführen. Allerdings beruhen gewisse Gärungen auf der Gegenwart von Enzymen, welche entweder von den Organismen ausgeschieden werden oder im Innern der Zellen auftreten, z. B. bei der alkoholischen Gärung (Zymasewirkung), der Harnstoffgärung (Urasewirkung), während für andere Gärungen etwas Entsprechendes sich nicht hat nachweisen lassen. Ein solcher Nachweis aber ist vielleicht nur eine Frage der Zeit und für gewisse Formen der Milchsäuregärung ist der Beweis für die Mitwirkung eines Enzyms beinahe erbracht. Lässt sich das Enzym — oder die Enzyme (z. B. Invertase und Zymase bei der Hefe) — isolieren, so kann man seine Wirkungen für sich studieren und einem chemischen Verständnis des Prozesses damit näherkommen; in den Fällen aber, wo ein Enzym sich nicht hat nachweisen lassen, kann die Gärung selbstverständlich nur im Zusammenhang mit allen anderen Stoffumbildungen des in Frage kommenden Organismus untersucht werden, und wird schon aus diesem Grunde das Gepräge grösserer Compliciertheit erhalten. Besonders nach der Entdeckung der Zymase durch Buchner ist die Trennung von „echter" Gärung und Enzymwirkung ganz bedeutungslos geworden. Wie wir bereits öfters erwähnt haben, treten auch bei den höheren Pflanzen, ebenso wie bei den Tieren, sehr auffällige Enzymwirkungen auf (vergl. auch Kap. 41), und es liesse sich daher zusammenfassend sagen, dass alle lebenden Wesen neben ihren vollständigen Oxydationsprozessen auch Gärungen verursachen. Der Begriff Gärung ist eben nicht mehr scharf umgrenzt, sondern eigentlich bloss ein populäres Sammelwort für eine Reihe von unvollständigen Umwandlungsprozessen, in deren Gefolge eine reichliche Bildung gewisser charakteristischer Körper auftritt, welche den Prozessen dem Namen gegeben haben: Alkohol-, Buttersäure-, Essigsäuregärung usw. Da indessen solche Abbauprozesse von überwiegend unvollständigem Charakter unter natürlichen Verhältnissen wohl nur bei Mikroorganismen vorkommen, so pflegt man unter Gärung den Stoffwechsel der Mikroorganismen zu verstehen, wenn dieser sich als ein Abbauprozess von vorwiegend unvollständigem Charakter zu erkennen gibt, und wenn zugleich, unter Bildung von charakteristischen Produkten, eine verhältnismässig grosse Stoffmenge der Umsetzung unterliegt. Über die Vorteile, welche die Gärung für die betreffenden Organismen selbst besitzt, siehe Kap. 41.

Als man noch scharf zwischen „echten" und „unechten" Gärungen unterschied, benützte man oft die Bezeichnung „chemische Fermente" (Enzyme, Diastasen) im Gegensatz zu „lebenden Fermenten", womit man, besonders in französischen Arbeiten, die Mikroorganismen der betreffenden Gärung bezeichnete.

251. Fäulnis. Unter Fäulnis versteht man im allgemeinen die Zersetzung von Eiweissstoffen durch Mikroorganismen unter Bildung übelriechender flüchtiger Körper. Eine scharfe Grenze zwischen Gärung und Fäulnis lässt sich im übrigen nicht ziehen. Sehr viele Bakterienarten können

bei Fäulnisprozessen mitwirken und man kann kein besonderes typisches „Fäulnisbakterium" aufstellen. In faulender Materie finden wir nebeneinander ausser Bakterien andere kleine Lebewesen, Pilze, Infusorien und andere Tiere, kurzum Organismen, welche vereint die Fäulnisprozesse charakterisieren.

Gewöhnlich werden die Eiweisskörper zunächst zur Lösung gebracht, hauptsächlich durch Enzyme, welche von den Mikroorganismen ausgeschieden werden. Darauf tritt Spaltung in sehr verschiedenartige Amidokörper und übelriechende organische Verbindungen ein, welche dann vollends abgebaut werden. Wenn die atmosphärische Luft Zutritt hat, so treten als Endprodukte Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Kohlenwasserstoffe usw. auf. Oft lebt die eine Mikroorganismenart von den Zersetzungsprodukten einer anderen Art; bald sind die einen, bald andere Arten in überwiegender Menge vorhanden. Auf und an der Oberfläche des faulenden Körpers oder der faulenden Flüssigkeit kommen die aëroben, in der Tiefe anaërobe Mikroorganismen vor, und je nachdem die Luft mehr oder weniger leichten Zutritt hat, überwiegen aërobe oder anaërobe Mikroorganismen und damit auch deren verschiedenartige Produkte. Je reichlicher die Luftzufuhr ist, desto vollständiger wird die Oxydation und desto geringer der üble Geruch; gleichzeitig verläuft auch die Zersetzung um so schneller. Besonders zu Beginn der Fäulnis entstehen oft giftige Körper, z. B. Wurstgift und andere sog. Ptomaïne (Leichenalkaloïde, von πτῶμα, Leiche).

252. Bedeutung und Vorkommen der Mikroorganismen in der Natur. Unter Mikroorganismen (oder Mikroben) versteht man die kleinen Lebewesen, welche zu den niedersten Klassen des Tier- oder Pflanzenreichs gehören; es sind vorzugsweise die kleinsten Pilzformen und die Bakterien, um deren Tätigkeit es sich hier handelt. Diese Tätigkeit hat ausserordentlich grosse Bedeutung. Nicht nur die oben eingehender charakterisierten Gärungsprozesse usw., sondern auch unzählige andere Stoffumbildungen in der Natur beruhen auf der Tätigkeit von Mikroorganismen. Zahlreiche Bakterien, Schimmelpilze u. dergl. tragen als Saprophyten dazu bei, allerhand organische Stoffe, die Exkremente und Leichen von Tieren und Pflanzen aufzuzehren und zu oxydieren; dadurch werden zum Schluss alle derartigen Stoffe vollständig zu Kohlensäure, Ammoniak oder Salpetersäure, sowie anorganischen Salzen, nämlich Sulfaten, Phosphaten usw. der basischen Aschenbestandteile abgebaut. Aus diesen einfachen Verbindungen können dann die Autophyten wieder organische Körper aufbauen. Die besonderen Wirkungen, welche Salpeterbakterien (S. 299), Schwefelbakterien (S. 322) sowie stickstoffbildende Bakterien und Schimmelpilze (S. 317) ausüben, sind oben besprochen worden; hier soll nur auf die durchgreifende und für uns sehr ernste Rolle hingewiesen werden, welche pathogene Mikroorganismen als Erreger mannigfaltiger und gefährlicher Krankheiten wie Tuberkulose, Cholera, Pest, Typhus usw. spielen, über welche wir uns indessen hier nicht weiter verbreiten können. Nur soviel sei bemerkt, dass

zahlreiche pathogene Bakterien starkwirkende Gifte hervorbringen (Toxine), welche wesentlich dazu beitragen, die für die betreffenden Krankheiten charakteristischen Symptome hervorzurufen.

Als Beispiel für einen pathogenen Organismus sei das Milzbrandbakterium (Bacterium anthracis) genannt. Es ist ein stabförmiger, verhältnismässig grosser (1—1,5 μ dicker, 3—6 μ langer) Organismus ohne Eigenbewegung. Er tritt im Blut der Kranken teils in Form einzelner Zellen, teils in weniggliedrigen Ketten auf und gedeiht am besten bei einer etwa der Körperwärme entsprechenden Temperatur. Pflanzenfresser werden leichter, Omnivoren (auch der Mensch) weniger leicht, Carnivoren seltener angegriffen. Die Bakterien dringen am häufigsten durch den Darmkanal oder durch die Luftwege und durch Wunden ein. Im Blute können sie sich stark vermehren und die Kapillargefässe erfüllen; im übrigen rufen sie die Milzbrandsymptome teils durch Bildung von Toxinen, teils durch Desoxydation des Blutes hervor. Die Milzbrandbakterien sind nämlich aërob. In den blutigen Exkrementen kranker Tiere findet man unzählige Bakterien, welche also hier als Saprophyten leben. Sie lassen sich auch in verschiedenen Nährlösungen leicht in Reinkultur züchten, sind also keine obligaten Parasiten. Auf erschöpften Nährboden bei Gegenwart von Sauerstoff und bei günstiger Temperatur bilden sie Sporen, welche Jahre lang trocken liegen können, ohne abzusterben, so dass ein infizierter Weideplatz, das Fell eines kranken Tieres u. dergl. sehr lange ansteckend bleiben können. — Um 1850 wurden diese Bakterien im Blute gefunden; Davaine wies 1863 die ansteckenden Eigenschaften der Milzbrandbakterien nach, und 1876 veröffentlichte Koch seine berühmten Untersuchungen über die Krankheit. Pasteur fand, dass die Bakterien abgeschwächt werden, wenn man sie bei einer höheren Temperatur als ihrem Optimum züchtet; es entsteht dann eine weniger virulente Varietät. Kulturen von derartig abgeschwächten Bakterien hat man mit Erfolg zur Impfung von Vieh und Schafen gebraucht.

Was die Ausbreitung und das Vorkommen der Mikroorganismen betrifft, so lässt sich sagen, dass sie fast überall vorhanden sind; sie finden sich allerorts, wo die äusseren Bedingungen überhaupt ihre Existenz ermöglichen: an den in der Luft suspendierten Staubpartikeln, im Wasser und in der Erde, sowie in und auf Nahrungsmitteln, Kleidungsstücken usw., und sie treten je nach den Umständen in grösseren oder geringeren Mengen auf. Im Grossen und Ganzen entwickeln sich die Bakterien am besten in neutralen oder alkalisch reagierenden Substraten, während Schimmelpilze, Hefen u. dergl. saure Reaktion des Nährbodens vorziehen. Durch verschiedene Untersuchungsmethoden, deren Beschreibung hier zu weit führen würde, hat man versucht, die Mengen, in welchen die Mikroorganismen, besonders die Bakterien, auftreten, näher zu bestimmen; die folgenden Zahlen mögen als Anhaltspunkte dienen.

In der Luft grösserer Städte sind Mikroorganismen in bedeutenden Mengen verbreitet; man hat von 500 bis 12000 pro Kubikmeter gezählt. Dagegen ist die Luft und die Atmosphäre über den Weltmeeren bakterienarm, es wurden nur gegen 40 pro Kubikmeter gezählt; oft enthält die Luft gar keine Mikroorganismen, ebenso wie die Luft an den Gipfeln des Hochgebirges. In natürlichen Wässern

wechselt der Reichtum an Mikroorganismen bedeutend. Regenwasser ist verhältnismässig arm; es sind bis zu 50 pro Kubikcentimeter gezählt worden. Der Gehalt von Seen, Bächen und Flüssen an Bakterien ist am grössten in der Nähe der Städte; in der Spree wurden unterhalb Berlin 1 Million Bakterien auf den Kubikcentimeter Wasser, und im Wasser der Kloakenleitungen sogar über 50 Millionen Bakterien auf den Kubikcentimeter gefunden. (Die ausserordentliche Kleinheit der Bakterien wird uns erst deutlich, wenn wir bedenken, dass diese ungeheure Anzahl kleiner Organismen zusammen nur $^1/_{20}$ Milligramm, also 1 : 20000 des Gewichtes der betreffenden Wassermenge wiegen.) Selbst in gutem Trinkwasser finden wir selten unter 40 Bakterien auf den Kubikcentimeter. In der Erde kommen die meisten Mikroorganismen in den oberen Schichten bis zu 25 resp. 50 cm Tiefe vor. Die Menge nimmt nach unten zu ab, doch nicht immer gleichmässig; in grösseren Tiefen als 2—3 m finden wir nur noch wenig Bakterien. Eine genügend dicke Erdschicht wirkt als Filter, so dass Quellwasser ganz frei von Mikroorganismen sein kann. Erde in der Nähe von Wohnstätten ist besonders reich an Mikroorganismen; im Strassenschlamm hat man ca. 80 Millionen gefunden, darnach kommt Garten- und Ackererde mit bis zu $^1/_2$ Million pro Kubikcentimeter; Dünensand enthält nur ganz wenige. In der Erde kommen ausserordentlich viele verschiedene Arten, sowohl aërobe als auch anaërobe, vor, unter welchen letzteren der Erreger des Starrkrampfes (Tetanusbacillus) sich befindet.

In den Tropen begünstigen die Temperaturverhältnisse in hohem Grade die Vermehrung der Mikroorganismen; umgekehrt treten in arktischen Ländern verhältnismässig sehr wenige dieser Organismen auf.

253. Die Principien der Sterilisation und Reinzucht. Wenn man Stoffe, welche den Mikroorganismen als Nahrung dienen können, von solchen Organismen befreit, d. h. sie sterilisiert, oder wenn solche Stoffe von vornherein von Mikroorganismen frei, d. h. ursteril sind, so bleiben diese Stoffe steril, d. h. frei von Mikroorganismen, wenn man nur dafür sorgt, dass von aussen her keine anderen Lebewesen eindringen können. Während die Stoffe unter der Einwirkung solcher Organismen vergären, in Fäulnis übergehen, verderben oder wie man sonst die betreffenden Prozesse nennen mag, so werden sie sich unter den vorhin genannten Bedingungen unbegrenzte Zeit halten können. — Diese Tatsache darf indessen nicht so aufgefasst werden, als ob die Stoffe als solche unveränderlich seien. Bestimmte organische Körper können recht wesentliche chemische Wirkungen aufeinander ausüben; unter dem Einfluss der Luft können Oxydationen usw. vor sich gehen, welche in verschiedenen Industriezweigen, z. B. bei der Lagerung von Weinen, Parfümerien usw. nicht unwesentliche Bedeutung besitzen. Doch gehen solche Prozesse gewöhnlich sehr viel langsamer vor sich als durch Mikroorganismen hervorgerufene Umbildungen.

Für die Sterilisation kennen wir 3 Methoden, und zwar 1. Anwendung von Giften, „antiseptischen“ Mitteln (von σηπιός faul): Metallsalzen, Mineralsäuren, Chloroform, Alkoholen, einer Reihe von aromatischen Körpern und Alkaloïden; am meisten gebraucht werden Karbolsäure, Formol, Kresol, Lysol, Sublimat, doch können diese Mittel natürlich nicht für die Konservierung von Nahrungsmitteln in Betracht kommen; 2. Filtration (Flüssigkeiten werden durch besonders dichte Filter von unglasiertem Porzellan, „Chamberlandsche Filter“, Luft am einfachsten durch Watte filtriert) und 3. am häufigsten die Anwendung hoher Temperaturen (Pasteurisierung, d. h. Erwärmung auf 70—90°, Kochen, strömender Wasserdampf, überhitzter Dampf, heisse Luft von ca. 150° oder endlich Ausglühen).

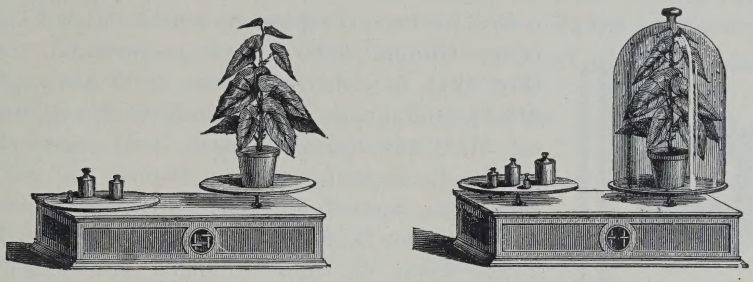
Der erste Grundsatz für sterile Aufbewahrung ist entweder vollständiger Abschluss des vorher sterilisierten oder ursterilen Stoffes von der Luft und damit auch von den Mikroorganismen der Luft (hermetischer Verschluss z. B. in zugeschmolzenen Glasbehältern, zugelöteten Metallgefässen u. dergl.) oder die Absperrung aller in der Luft schwebenden festen Teile durch Anwendung von Watte, Asbest und ähnlichem Material. Über die Konservierung bei niederen Temperaturen und näheres über den Einfluss der Temperatur, der Belichtung und anderer Verhältnisse siehe im übrigen im 10. Abschnitt.

Ebenso wichtig wie die Sterilisation ist die Trennung der verschiedenartigen Mikroorganismen voneinander, und auf dieser Trennung beruht die Reinkultur der Mikroorganismen. Das Grundprincip für derartige Arbeiten ist immer ein Verteilen der Organismen: das zu untersuchende Material wird mit einer sterilen gelatinösen Flüssigkeit (z. B. mit einer lauwarmen Lösung von Gelatine, Agar u. dergl.) verdünnt; ist das Material unlöslich, so wird es in einer Flüssigkeit aufgeschlemmt. Beim Erstarren der gelatinösen Flüssigkeit wird jedes Individuum der ausgesäten Mikroorganismen an seinem Platze festgehalten. Hat man den Nährboden vor dem Erstarren in dünner Schicht auf Glasplatten oder in eine flache, zugedeckte Glasschale ausgegossen, so werden die Mikroorganismen, wenn sie sich vermehren, in der Regel je eine gut isolierte Kolonie bilden (Koch). — Haben sich zu viele Kolonien gebildet oder besteht ein Zweifel darüber, ob die einzelne Kolonie wirklich nur einer einzigen Art ihre Entstehung verdankt, so unternimmt man nach weiterer Verdünnung eine neue Aussaat, welche dann in der Regel zum Ziele führen wird. Eine absolute Garantie dafür, dass wirklich eine Reinkultur vorliegt, haben wir natürlich bloss dann, wenn wir in der Tat eine einzige Zelle als Ausgangspunkt für die einzelne Kolonie vor uns gehabt haben. Für grössere Mikroorganismen wie z. B. Hefen, welche sich unter dem Mikroskop leichter beobachten lassen, kann man die Aussaat derartig einrichten, dass sie mit Sicherheit mikroskopisch kontrolliert werden kann (Einführung der Hefereinzucht in die Gärungsindustrie durch E. Chr. Hansen).

Kap. 39. Die Transpiration und ihre Regulierung.

254. Jeder lebende, der Luft ausgesetzte Teil einer Pflanze verdunstet, gibt Wasserdampf ab. Diese Verdunstung nennt man gewöhnlich Transpiration. Der Nachweis der Transpiration und die Messung der verdunsteten Wassermenge geschieht am einfachsten durch Wiegen. Wenn man z. B. eine Topfpflanze, nachdem man Topf und Erde mit Stanniol überkleidet hat, so dass die Verdunstung nur durch die Pflanze selbst geschehen kann, auf einer Wagschale ausbalanciert, so wird nach kurzer Zeit die Schale, welche die Pflanze trägt, steigen (Fig. 391). Dieser Gewichtsverlust ist eine Folge der Transpiration, denn der Verlust durch Atmung in so kurzer Zeit ist verschwindend klein. Setzt man über die Pflanze eine Glasglocke (Fig. 392), so tritt kein Gewichtsverlust ein; dagegen beschlägt sich die Glasglocke innen mit Kondenswasser.

Solange die Erde genügend Wasser enthält und die Transpiration nicht allzu lebhaft ist, erleidet die Pflanze selbst keinen Gewichtsverlust, denn sie kann durch die Wurzeln dann ebenso viel oder sogar mehr Wasser aufnehmen, als sie gleichzeitig durch die Transpiration verliert. Ist aber die



391 392

Fig. 391 und 392. Nachweis der Transpiration durch Wiegen der Pflanze. (Mangin.)

Pflanze nicht imstande, durch Aufnahme von Wasser ihre Transpirationsverluste zu decken, so verlieren Blätter und krautige Sprossachsen ihren Turgor und werden schlaff: sie welken (Fig. 401, S. 378). Dauert dieser Zustand einige Zeit an, so geht die Pflanze zu Grunde.

Die Transpiration abgeschnittener Zweige und Blätter misst man mit Hilfe eines Apparates, welcher aus Fig. 393 leicht verständlich wird. Der betreffende Pflanzenteil wird luftdicht mit Hilfe eines Gummipfropfens in einem U-Rohr befestigt, in dessen anderem Arme luftdicht ein enges, am besten mit Massstrichen versehenes, rechtwinklig gebogenes Glasrohr angebracht ist, welches während der Dauer des Versuches zur Verhütung von Druckänderungen wagerecht stehen soll. Das Ganze ist vollständig mit Wasser gefüllt. Der Apparat wird auf einer Wagschale befestigt; der Gewichtsverlust bildet den Massstab für die Lebhaftigkeit der Transpiration, während Veränderungen des Wasserstandes im Rohr (z. B. von a nach b) gleichzeitig die Wasseraufnahme durch den untersuchten Pflanzenteil angeben, welche bald grösser, bald geringer als die Verdunstung sein kann.

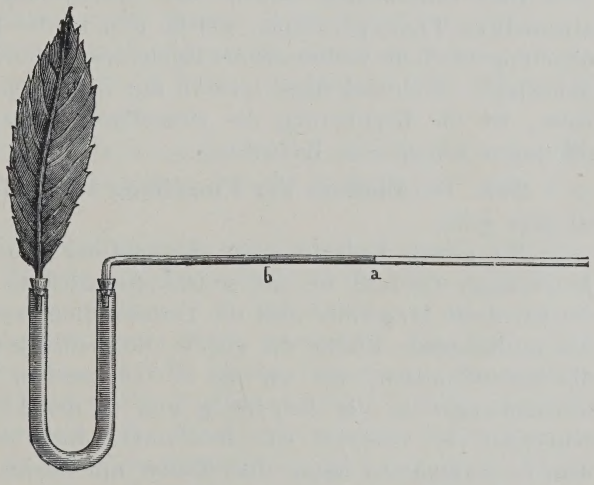


Fig. 393. Apparat zur Bestimmung der Transpiration abgeschnittener Pflanzenteile. (Mangin.)

Die Transpiration geschieht hauptsächlich durch die Laubblätter, und hier spielen ganz besonders die Spaltöffnungen eine wichtige Rolle. Blätter,

welche nur an der Unterseite Spaltöffnungen besitzen, transpirieren an der Oberseite viel schwächer als an der Unterseite, wie sich durch Stahls Versuch mit trockenem Kobaltpapier schön illustrieren lässt. Dieser Versuch beruht auf der Eigenschaft des Chlorkobalts, sich bei Wasseraufnahme zu röten. Legt man auf jede Seite eines Blattes ein Stück solchen blauen Papiers, und bringt das Ganze zwischen zwei trockene Glasplatten, welche durch Klammern oder Gummibänder zusammengehalten werden (Fig. 394), so sieht man, dass das Kobaltpapier auf der Spaltöffnungen führenden Seite des Blattes bald rot wird, während viel längere Zeit vergeht, bis die gleiche Erscheinung an dem Papiere auf der Blattseite ohne Spaltöffnungen eintritt. Der Unterschied zwischen den beiden tritt natürlich nicht so klar zu Tage, wenn die Spaltöffnungen geschlossen sind. Der Versuch gelingt leicht, z. B. mit Blättern von Epheu, von der Eiche, von Chrysanthemum u. a. — Kobaltpapier stellt man sich einfach dadurch her, dass man Filtrierpapier in eine ca. 2—5%ige Lösung von Kobaltchlorür taucht und darauf vollkommen trocknet. Am besten bewahrt man das Kobaltpapier ebenso wie die Glasplatten in einem dicht verschlossenen Glasgefäss auf, in welches man eine Schale mit Chlorcalcium, gebranntem Kalk oder ähnlichen hygroskopischen Körpern setzt.

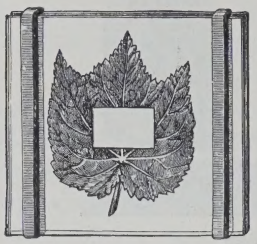


Fig. 394. Stahls Probe auf Transpiration mit Kobaltpapier. (Pfeffer.)

Die Verdunstung durch die Spaltöffnungen bezeichnet man als stomatäre Transpiration, welche also in der Regel bei weitem die Verdunstung durch die Zellwände der Epidermis, die cuticuläre Transpiration, überwiegt. Während diese letztere nur in geringem Masse reguliert werden kann, ist die Regulierung der stomatären Transpiration durch die Spaltöffnungen von grosser Bedeutung.

255. Der **Einfluss der Umgebung** auf die Intensität der Transpiration ist sehr gross.

Die grösste Bedeutung hat vielleicht der Feuchtigkeitsgrad der Luft: je trockener die Luft ist, um so lebhafter wird die Transpiration; je feuchter sie ist, desto langsamer wird die Transpiration, vorausgesetzt natürlich, dass die verdunstende Fläche die gleiche Beschaffenheit beibehält. Da indessen die Spaltöffnungen, wie wir auf S. 215 gesehen haben, sich je nach den Schwankungen in der Belichtung und in der Luftfeuchtigkeit öffnen oder schliessen, so variiert die Beschaffenheit der Blattoberfläche, so dass es vorkommen kann, dass Blätter mit offenen Spalten in mittelfeuchter Luft mehr Wasser verdunsten als mit geschlossenen Spalten in sehr viel trockenerer Luft (Stahl). Selbst in dampfgesättigter Luft wird transpiriert und zwar durchaus nicht immer in unbedeutenden Mengen, da bei den Abbauprozessen der Pflanze Wärme entwickelt wird. Aus diesem Grunde beschlägt sich auch die Innenseite der Glasglocke in dem durch Fig. 392 illustrierten Versuch.

Je höher die Temperatur wird, desto stärker ist die Verdunstung, denn umsomehr Wasserdampf ist zur Sättigung der Luft nötig. Die

Temperatur des Erdbodens hat ebenfalls ihre Bedeutung, indem sie die Tätigkeit der Wurzeln und damit die Wasserversorgung der transpirierenden Organe beeinflusst. Wird die Wurzel einer lebhaft transpirierenden Pflanze etwa dadurch abgekühlt, dass man Eis auf die Erde legt, so welken die Blätter schnell. Sonnenschein im Beginn des Frühjahrs kann bei Nadelhölzern lebhafte Transpiration hervorrufen; wenn nun die Wurzeln nicht imstande sind, aus der noch gefrorenen Erde den Wasserverlust zu decken, so kann die Pflanze ernstlich geschädigt werden. Umgekehrt begünstigt Bodenwärme die Wurzeltätigkeit und wirkt dadurch ausgezeichnet auf die Entwickelung der Pflanzen. Auch diese Vorgänge berühren die Transpiration; denn je reichlicher die Wasserversorgung sich gestaltet, um so lebhafter geht auch die Transpiration vor sich. — Diese Erscheinung beruht teils darauf, dass die Spaltöffnungen sich bei reichlicher Wasserzufuhr öffnen, teils darauf, dass die einzelne Zelle das Wasser um so energischer festhält, je wasserärmer sie wird. Hierher gehört auch die Beobachtung, dass nach teilweiser Entlaubung einer Pflanze die Transpiration durch die zurückgebliebenen Blätter steigt. Befeuchtung der Blätter erhöht die nachfolgende Verdunstung. Abgeschnittene beblätterte Zweige welken in der Regel schneller, wenn sie in feuchtem oder nassem Zustande abgenommen wurden, als wenn sie nicht befeuchtet waren. Blüten werden in viel geringerem Masse, oft sogar überhaupt nicht in diesem Sinne beeinflusst (Wiesner u. a.).

Belichtung wirkt stark beschleunigend auf die Transpiration, und zwar teils indirekt durch Einwirkung auf die Spaltöffnungen, teils direkt dadurch, dass die Energie der Strahlen die Verdunstung erhöht; besonders verdunsten grüne Blätter um ein vielfaches mehr Wasser in direktem Sonnenlicht als in diffusem Tageslicht, denn die Hauptmenge des vom Chlorophyll absorbierten Lichtes wird in Wärme umgesetzt, welche die Transpiration beschleunigt.

Ferner haben die Luftströmungen einen starken Einfluss auf die Verdunstung: die erhöhte Lufterneuerung bei Wind verursacht auch eine lebhaftere Verdunstung.

Den im Verlauf des Tages wechselnden äusseren Verhältnissen entspricht gewöhnlich eine tägliche Periode der Transpiration: sie ist in der Regel während der Tagesstunden am stärksten, in der Nacht am schwächsten. Nicht selten lässt sich an sonnenheissen Tagen beobachten, dass Blätter am späten Nachmittag welk werden, weil die starke Transpiration im Verlauf des Tages nicht durch gleichzeitige Wasserzufuhr von der Wurzel her gedeckt werden kann, und der Wasservorrat der Pflanze nun selbst in Gefahr kommt, aufgebraucht zu werden. In den Abendstunden dagegen und in der Nacht kehren sich die Verhältnisse um, und die Blätter nehmen wieder ihr frisches Aussehen an.

256. Die durchschnittliche Grösse der Transpiration für die verschiedenen Pflanzenarten, etwa auf den Quadratmeter Blattfläche oder auf den Hektar bestandenen Boden berechnet, lässt sich wegen des ausserordentlich grossen Einflusses der wechselnden äusseren Bedingungen nicht mit Genauigkeit angeben. — Um jedoch klar zu machen, dass es sich hier um grosse Wassermengen handelt, sei beispielsweise das Folgende angeführt: Nach Rislers

Untersuchungen (in der Schweiz) betrug im Sommer die durchschnittliche tägliche Verdunstung pro Hektar bestanden mit:

Gras . .	31000—73000 kg	Wasser	(= 3,1—7,3 mm Wasserhöhe)
Weizen .	27000—28000 „	„	(= 2,7—2,8 „ „)
Kartoffeln	7000—14000 „	„	(= 0,7—1,4 „ „)

Die Angaben anderer Forscher sind bald niederer, bald höher als die hier gemachten, und besonders für die Wälder sind die Verhältnisse sehr schwierig zu beurteilen. Die Verdunstung der Nadelhölzer ist merklich geringer als die der Laubhölzer. Es ist unsicher, inwieweit die im Sommer von den Pflanzen verdunstete Wassermenge die gleichzeitige Niederschlagsmenge übersteigt; offenbar verhalten sich verschiedene Arten des Bestandes und verschiedene Gegenden abweichend voneinander. Auf jeden Fall muss der vom Spätjahr und Winter zurückbehaltene Wasservorrat des Erdbodens seine Bedeutung für die regelmässige Versorgung der Pflanzendecke mit Wasser haben.

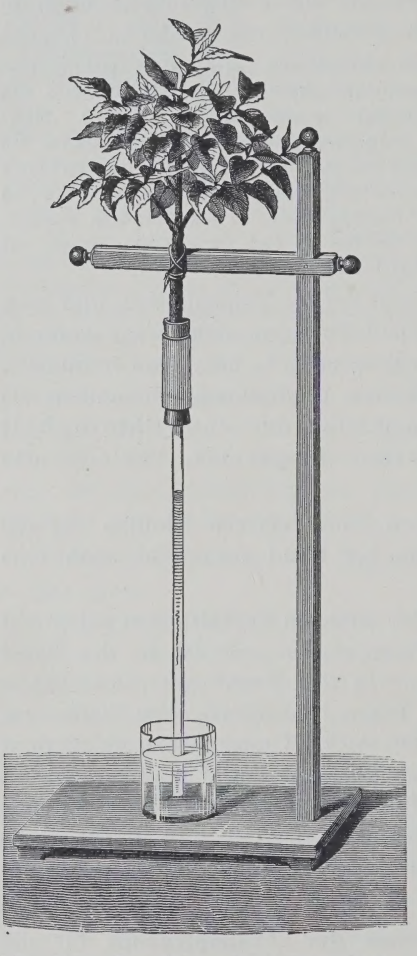


Fig. 395. Saugwirkung durch Transpiration. Ist das Glasrohr ursprünglich mit Wasser gefüllt, während das Glas selbst Quecksilber enthält, so ist die Saugwirkung bedeutend grösser, besonders wenn der Zweig unter Wasser abgeschnitten wurde. (Mangin.)

257. Saugwirkung der Transpiration. Bringt man einen frisch abgeschnittenen beblätterten Zweig in luftdichte Verbindung mit einem engen Glasrohr, dessen anderes Ende in Wasser steht, so wird das Wasser bald im Rohre emporsteigen (Fig. 395). Diese Wirkung beruht darauf, dass die Transpiration das Wasser aus den Gefässen herauszieht und so luftverdünnte Räume entstehen lässt, durch welche Wasser aus dem Glase emporgesaugt wird. Schneidet man einen lebhaft transpirierenden Zweig unter Quecksilber, gefärbtem Petroleum oder dergl. ab, so wird die betreffende Flüssigkeit oft hoch in die Gefässe hinaufgesogen. — Die Luftverdünnung in den Gefässen lässt sich auf verschiedene Weise berechnen; darnach dürfte der Luftdruck selten unter $^1/_5$ Atmosphäre herabsinken (Schwendener). Bei den Bäumen dringt die Flüssigkeit nur in den Gefässen des Splintes und besonders in den jüngsten Jahrringen in die Höhe (vergl. S. 278). Im übrigen lässt sich der Versuch leicht auch mit krautigen Pflanzen vornehmen; ja selbst in Blättern, welche unter Quecksilber abgeschnitten werden, kann das Metall ziemlich weit in die Gefässe der kräftigeren Nerven eindringen. Will man beblätterte Zweige lange Zeit frisch erhalten, so schneidet man sie am besten unter Wasser ab, welches dann in den Gefässen in die Höhe steigt. Daraus erwächst den abgeschnittenen Pflanzenteilen nicht nur der Vorteil, dass ihr Wasservorrat

vergrössert wird, sondern es kann vor allem keine Luft in die Gefässe eindringen und damit die weitere Wasserversorgung erschweren.

Stellt man den Versuch mit krautigen Pflanzen in frühen Morgenstunden an, oder benützt man Topfpflanzen, welche 1—2 Tage unter einer Glasglocke gestanden haben, so besteht bei der geringen Transpiration oft ein recht bedeutender Überdruck in den Gefässen, welche dann fast ganz mit Wasser gefüllt sind.

258. Bedeutung der Transpiration. Einige Physiologen sehen in der Verdunstung kaum etwas anderes als ein notwendiges Übel, andere dagegen betrachten gerade die Transpiration als absolut notwendig für die Stoffwanderung, besonders für den Transport der aufgenommenen Aschenbestandteile. Die Bedeutung der Wasserbewegung (des Saftsteigens) aus der Wurzel durch die Sprossachse aufwärts für den Stofftransport wird im nächsten Kapitel besprochen. Wiewohl die Wasserbewegung in der Regel wesentlich durch die Saugwirkung der Transpiration beschleunigt wird, so kann doch auch eine ausgiebige Wasserbewegung unabhängig von der Transpiration zuwege kommen (vergl. S. 381). Ohne dass man also die für die Stoffwanderung und dadurch für die Assimilationsprozesse günstige Wirkung mässiger Verdunstung in Abrede zu stellen braucht, muss doch betont werden, dass die Bedeutung dieser Faktoren wohl in vielen Fällen übertrieben wird. Dagegen ist es Tatsache, dass allzu starke Transpiration oft von der Pflanze als ein Übel empfunden wird, gegen welches sie sich auf mancherlei Weise zu wehren sucht. Daher wird die Einschränkung der Verdunstung in vielen Fällen zu einer Aufgabe, welche der Organisation der ganzen Pflanze ihr Gepräge verleiht. Besonderes Interesse in dieser Beziehung bietet das Verhältnis zwischen der Transpiration und der Kohlensäureassimilation; dieser letztere Prozess verlangt, wenn er auch nur einigermassen lebhaft durchgeführt werden soll, offene Spaltöffnungen und kommt dadurch in Konflikt mit der von der Pflanze erstrebten Einschränkung der Verdunstung (vergl. S. 309).

Lebhafte Kohlensäureassimilation bedingt vermehrte Transpiration dadurch, dass die Spaltöffnungen notwendigerweise offen stehen müssen; diese Transpirationserhöhung hat aber an und für sich mit der Kohlensäureassimilation nichts zu tun. Faktoren, welche die Spaltöffnungen zum Schliessen bringen, stimmen sowohl Transpiration als Kohlensäureassimilation herab, doch darf man auch aus dieser Übereinstimmung keineswegs auf irgend ein Gegenseitigkeitsverhältnis zwischen den beiden Vorgängen schliessen. Die Energie, mit welcher die Lebensprozesse sich abspielen, wird nicht durch die Transpiration, sondern hauptsächlich durch den Wasserreichtum der Gewebe beeinflusst.

259. Regulierung der Transpiration. Die mannigfaltigen Wege, welche die Pflanze zur Regulierung der Transpiration einschlägt, haben wir bereits eingehender besprochen. Der Übersicht halber stellen wir die wichtigsten Punkte noch einmal zusammen.

A. Abwurf der verdunstenden Oberflächen ist das radikalste Mittel zur Verhütung allzustarker Transpiration. Neben dem auf S. 91 über Laubabwurf bei den Holzpflanzen und den Abwurf aller oberirdischen Teile bei vielen Zwiebeln, Knollen- und Rhizompflanzen Gesagten mag hier

noch die Tatsache berührt werden, dass in wüstenartigen Gegenden viele einjährige, und sogar „ephemere“ Arten vorkommen, welche ihr kurzes, 1—2 Monate dauerndes Leben bei Beginn der Trockenzeit abschliessen und diese Trockenzeit in Form von Samen überleben, welche das Austrocknen sehr gut vertragen.

B. Auf S. 91 bis S. 93 ist weiter davon die Rede gewesen, inwiefern die Formen und Stellungsverhältnisse von Blättern und Sprossen als ein Ausdruck einer Anpassung an die Trockenheit des Standortes aufzufassen sind (linien-, schuppenförmige Blätter usw., „blattlose“ Pflanzen, besenartige Sprosse, Phyllodien, Kantenstellung der Laubblätter, Sukkulenten usf.).

C. Hieran schliessen sich die von bestimmten Pflanzen ausgeführten Bewegungen, welche durch Verminderung der transpirierenden Oberfläche zur Herabsetzung der Transpiration dienen.

Eine Reihe von Gräsern erreicht den gleichen Zweck dadurch, dass die Blätter sich bei trockenem Wetter einrollen; dadurch wird die der freien Luft ausgesetzte Blattfläche kleiner und, was noch wichtiger ist, die Spaltöffnungen liegen geschützt in mehr oder weniger gut geschlossenen Hohlräumen (siehe S. 218), z. B. Psamma (Fig. 396), Arten von Festuca, Triticum, Stipa, Lygeum und andere Steppengräser. Mehrere Farne, Moose (z. B. Racomitrum, Polytrichum) und andere Pflanzen rollen oder klappen ihre Blätter bei trockenem Wetter zusammen, so dass auch hier die verdunstende Fläche kleiner wird.

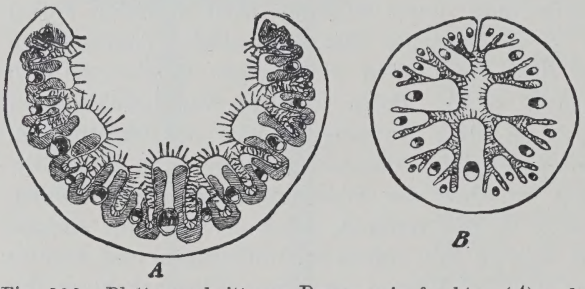


Fig. 396. Blattquerschnitt von *Psamma* in feuchtem (*A*) und in trockenem (*B*) Wetter. Die Schraffierung (nur in *A* ausgeführt) bedeutet chlorophyllführendes Gewebe. (E. Warming.)

Ferner gehören hierher die von vielen Blättern je nach der Intensität der Belichtung ausgeführten Veränderungen der Stellung, welche im Kap. 43 des näheren besprochen werden. Es ist ohne weiteres klar, dass Profilstellung in starkem Licht die Verdunstung dadurch herabsetzen muss, dass der Einfluss der Belichtung auf die Transpiration (S. 367) mehr oder weniger ausgeschaltet wird.

D. Der Bau der Epidermis spielt eine ausserordentlich grosse Rolle für die Intensität der Verdunstung. Pflanzen, welche an schattigen Standorten mit grosser Luftfeuchtigkeit wachsen, besitzen eine dünne, glatte und wenig cutinisierte Epidermis. Bei xerophilen Pflanzen finden wir mancherlei anatomische Verhältnisse in extremer Ausbildung, wie starke Cutinisierung, Wachsschichten u. dergl. (§ 154), Verschleimung in den Epidermiszellen, Mehrschichtigkeit der Epidermis usw. (§ 155), dichte Deckhaare (§ 156), Anthocyan (S. 148 und S. 208), Formveränderung und Verteilung der Spaltöffnungen (§ 158 und § 159),

und endlich Kork (§ 162 bis § 165) bei Holzpflanzen und anderen Pflanzenteilen mit Dickenwachstum.

Über die Rolle des Erythrocyans in der Pflanze wissen wir noch nichts Sicheres. Es bildet sich, wie es scheint, besonders bei niederer Temperatur und steht nach Overton in Verbindung mit dem Zuckerreichtum der Zellen. Stahl ist zu dem Resultat gekommen, dass es eine stärkere Erwärmung im Sonnenlicht und langsamere Abkühlung als die dunkelgrünen Farbtöne bedingt.

E. Für junge Sprossteile sind auch die Vorrichtungen für Knospenschutz von Wichtigkeit (§ 45). Ob es sich nun um besondere Blätter oder Teile von Blättern (z. B. Nebenblätter, siehe S. 41) handelt oder ob sie auf andere Art und Weise zustande kommen, so besteht ihre Hauptaufgabe doch immer darin, gegen zu starke Verdunstung zu schützen. Bei vielen arktischen und Hochgebirgspflanzen sowie bei Felspflanzen bleiben die alten Blätter oder Blattreste lange sitzen und hüllen die jüngeren Teile in eine die Verdunstung hemmende Decke ein.

F. Auch das Grundgewebe wird der Regulierung der Verdunstung angepasst. Wir haben schon auf S. 313 gesehen, dass der Bau des chlorophyllhaltigen Gewebes, namentlich die Dicke der Laubblätter und die Höhe des Palisadenparenchyms, in Beziehung zur Intensität des Lichtes und zur Trockenheit des Standortes steht. Dass die Grösse der Intercellularräume mit den oekologischen Verhältnissen der Pflanze zusammenhängt, ist auf S. 203 auseinandergesetzt; nach Stahl betrugen die Intercellularräume in einem Sonnenblatt der Brennnessel nur $^1/_5$ des Volums, in einem Schattenblatt der gleichen Pflanze aber $^1/_3$ des Volums.

G. Es ist möglich, dass ätherische Öle usw. vielleicht ebenfalls zur Herabsetzung der Verdunstung beitragen können. Da Wasser in einer mit flüchtigen Ölen geschwängerten Luft langsamer verdunstet als in reiner Luft (Dixon), so besitzen die Dämpfe der flüchtigen Öle vielleicht eine unmittelbarere Bedeutung für die Transpiration, als aus den Ausführungen auf S. 154 hervorgeht; doch stehen wir hier nur einer Vermutung gegenüber.

Kap. 40. Stoffwanderung; Bluten, Saftsteigen und Polarität.

260. Wie wir früher (S. 237) gesehen haben, geht durch alle lebenstätigen Teile der Pflanze ein Transport von Stoffen in verschiedenen Richtungen vor sich, und es sind für die Besorgung dieses Transports in der Regel besondere Leitungsgewebe ausgebildet, deren Bau im Kap. 27 geschildert wurde. Man fasst den Transport aller Stoffe mit Einschluss des Wassers unter der gemeinsamen Bezeichnung Stoffwanderung zusammen. Dass Stoffwanderungen wirklich in bedeutendem Massstabe vor sich gehen, lässt sich ausgezeichnet durch Versuche veranschaulichen (Fig. 397, siehe Erklärung). Die bedeutende Masse von Stoffen, welche in der im Dunkeln herangewachsenen Frucht angehäuft werden, sind im wesentlichen in den ausser-

halb des Kastens grünenden Blättern gebildet und von diesen zu der jungen Frucht geleitet worden.

Die Stoffwanderung in den ausgewachsenen Leitbündeln geht in der Regel in ganz bestimmter Richtung vor sich, welche durch die Organisation bedingt ist und daher nicht leicht umgeleitet werden kann. Da indessen die Leitbündel, bei verschiedenen Pflanzenarten in verschiedenem Masse, untereinander verbunden sind (vergl. S. 264), so können doch seitliche oder schräg laufende Verschiebungen des Stromes eintreten, von welchen später weiter die Rede sein wird. Von Zelle zu Zelle indessen kann sich rein lokal der Stoffaustausch wohl in allen Richtungen abspielen; besonders leicht kann Wasser von Zelle zu Zelle diffundieren.

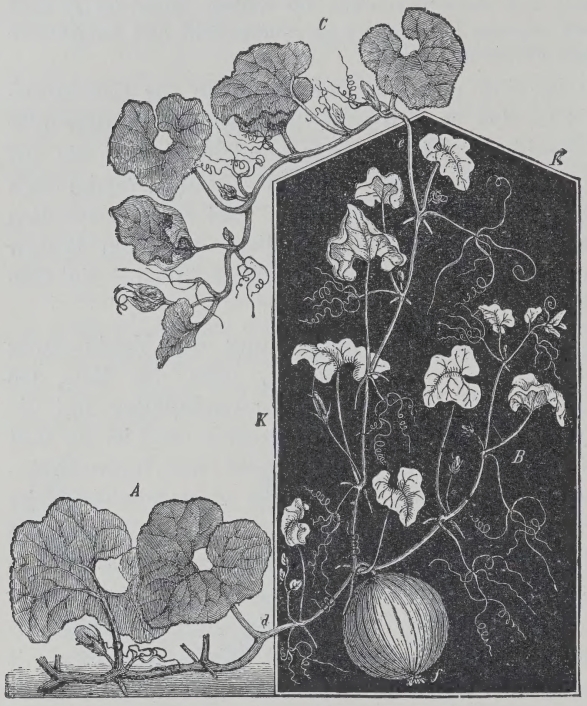


Fig. 397. Eine Kürbispflanze, deren Endknospe in einen dunklen Holzkasten (bei *d*) eingeführt wurde und nach 5 Wochen (bei *e*) wieder aus dem Kasten herauswuchs. Die in der Dunkelheit entstandenen Blätter sind kleiner als die normalen und von gelber, nicht grüner, Farbe. (Sachs.)

Sehen wir von diesem lokalen Stoffaustausch ab, so fallen der Stoffwanderung folgende drei Hauptaufgaben zu: 1. Ausfuhr der durch die Assimilation der Kohlensäure und anderer Nährstoffe gebildeten organischen Stoffe aus den Blättern und der weitere Transport in den Achsenorganen; 2. Zufuhr von Stoffen zu jungen, heranwachsenden Organen; endlich 3. die Versorgung der Blätter und anderer transpirierender Teile mit Wasser und gleichzeitig die Zufuhr der aus dem Erdboden aufgenommenen Nährstoffe, im wesentlichen anorganischer Salze, zu diesen Organen. Auf welche Weise diese drei Aufgaben im einzelnen gelöst werden, ist uns noch wenig bekannt, dagegen können wir sowohl die Bahnen als auch die Richtungen, welchen die Stoffwanderungen folgen, ziemlich gut präcisieren.

261. Die Ausfuhr der Assimilate aus den Blättern ist bereits auf S. 303 gelegentlich der Besprechung der Kohlensäureassimilation und ihrer Produkte berührt worden. Diese Ausfuhr geschieht, wie es scheint, ganz besonders mit Hilfe des Siebgewebes in den Nerven der Blattstiele.

Bei vielen Arten sind die Gefässbündel des Blattstieles nicht miteinander verbunden (z. B. Vitis, Begonia); durchschneidet man bei solchen Pflanzen den Blattstiel von der einen Seite her (rechts oder links) bis zur Medianebene, so werden damit die Stränge des Stieles, welche mit den Nerven in der einen Hälfte der Blattspreite zusammenhängen, durchschnitten. Dadurch wird die Ausfuhr von Assimilationsprodukten aus diesem Teile der Blattspreite unterbrochen oder sehr stark gehemmt. Derartig behandelte Blätter zeigen dann Stärkereaktion, wenn die Jodprobe (S. 303) des Morgens vorgenommen wird, in dem Teile der Blattspreite, welcher der operierten Seite des Stieles entspricht; die andere Hälfte der Blattspreite dagegen hat inzwischen ihren Inhalt abführen können und wird daher auch bei der Jodprobe nicht wie die andere dunkel gefärbt (Czapek). Das Parenchym kann also nicht für sich allein, jedenfalls nicht schnell genug, die Ausfuhr besorgen. Ähnliches gilt, soweit die vorliegenden Versuche schliessen lassen, auch für die stickstoffhaltigen Assimilationsprodukte. Sind dagegen die Siebteile der verschiedenen Gefässbündel des Blattstiels miteinander verbunden (z. B. Cucurbita), oder bilden die Gefässbündel als solche Anastomosen (Farne), so gelingt der oben angeführte Versuch nicht; die Blätter werden trotz der Operation völlig entleert. All diese Erscheinungen weisen deutlich auf die Wichtigkeit des Siebgewebes als Hauptbahn für den Stofftransport hin. In den Blattspreiten indessen spielen die Parenchymscheiden, besonders in den feineren Nervenverzweigungen, eine bedeutende Rolle bei der Stoffleitung, für den Durchgangstransport in den Blattstielen aber würde die Tätigkeit des Parenchyms zu langsam sein.

Ein weiterer Beweis dafür, dass Diffusion im Parenchym hier keine wesentliche Rolle spielt, liegt darin, dass die Ausfuhr aus dem Blatte durch Plasmolyse im Blattstiel nicht aufgehoben wird. Dagegen steht die Ausfuhr still bei Einwirkung von Äther- oder Chloroformdämpfen auf die Stiele, ohne dass dabei die Zellen absterben; werden die Dämpfe wieder entfernt, so tritt auch die Stoffwanderung nach Verlauf einiger Zeit wieder ein (Czapek). So deutet alles darauf hin, dass die Stoffwanderung eng mit continuierlich vor sich gehenden Umbildungsprozessen zusammenhängt, und dass die Diffusion, welche durch anästhetische Mittel nicht verhindert, sondern eher begünstigt wird, für sich allein nicht ausreicht, die Stoffwanderung ins Werk zu setzen. (Immerhin muss hinzugefügt werden, dass nicht alle Botaniker die Czapek'schen Versuche als beweisend ansehen; einige schreiben immer noch den Parenchymscheiden die überwiegende Rolle bei der Stoffausfuhr zu.)

Die aus den Blättern ausgeführten Stoffe werden in verschiedener Weise verwendet, zur Ernährung junger heranwachsender Organe, zur Versorgung der Gewebe von Samen und anderen Speicherorganen usf. In holzigen Sprossachsen wandern im Sommer die in den Blättern producierten Stoffe, besonders in den Siebröhren und deren Begleitzellen in der Rinde abwärts und werden von hier aus auch ins Innere des Holzes geleitet. Im Holzparenchym, in den Markstrahlen, sowie in den Elementen der Rinde werden auf diese Weise Stärke, Eiweissstoffe usw. abgelagert, welche gegen Schluss der Vegetationsperiode oft noch weiteren Umbildungen unterliegen; so wird in vielen Baumarten (Birke, Ahorn, Linde) die Stärke endlich in Fett übergeführt, welche während der Winterruhe unverändert bleibt. Dass

sich die Stoffe in der Rinde nach abwärts bewegen, lässt sich leicht beweisen, wenn man an holzigen Zweigen ein ringförmiges Stück Rinde abträgt (Ringelung). Führt man diese Operation im Frühjahr an einem in feuchter Luft gehaltenen abgeschnittenen Weidenzweig aus, so dass der Zweig in ein grösseres oberes und ein kleines unteres Stück geteilt wird, so werden bloss aus dem oberen Stück kräftige Wurzeln hervorbrechen (Fig. 398), weil durch die Unterbrechung des Siebgewebes die Stoffe nicht weiter nach unten geleidet werden können und in dem kleineren unteren Stück nicht genug Material für eine kräftige Wurzelbildung vorhanden ist (vergl. auch Fig. 403, S. 383). Derartige Versuche gelingen nur dann, wenn nicht auch an anderen Stellen als in der Rinde Siebgewebe vorkommt, also nicht bei Arten mit bicollateralen Gefässbündeln; der Stofftransport im Siebgewebe geht also auch in diesen Fällen vorzugsweise nach abwärts vor sich.

Fig. 398. Stück von einem Weidenzweige. Bei *a* ist ein ringförmiges Stück Rinde entfernt. Bei *b* brechen kräftige Wurzeln hervor; im obersten (nicht wiedergegebenen Teil schlagen die Knospen aus. (Mangin.)

Die Ringelung kommt gelegentlich in der Obstbaumzucht zur praktischen Anwendung. Ringelt man im Frühjahr einen Fruchtzweig an seinem unteren Teile, so wird ein viel grösserer Teil der in den Blättern zubereiteten Pflanzenstoffe im Zweige selbst zurückgehalten als unter normalen Umständen, und da die Zufuhr von Wasser, Salzen und anderen Stoffen durch das Holz nicht unterbrochen ist, so werden die Fruchtanlagen des Zweiges in ihrer Entwickelung wesentlich begünstigt. In ähnlicher Weise können schwächere Zweige dadurch gekräftigt werden, dass man einen schmalen Rindenring abträgt.

262. Zufuhr von Stoffen zu jungen, in der Entwickelung begriffenen Organen. Bei der Keimung der Samen werden grosse Mengen von Eiweiss zu Amiden gespalten, während Fett und Polysaccharide besonders zu Zucker umgewandelt werden (vergl. S. 296); diese leicht löslichen Stoffe werden zu den heranwachsenden Teilen des Keims geleitet. Hier dienen Parenchym und noch undifferenzierte Gewebe als Leitungsbahnen, bis die Gefässbündel der Keimpflanze sich gebildet haben; die Gefäßbündel treten im übrigen in ziemlich frühen Stadien der Keimung auf. Bei jungen, in der Entwickelung begriffenen Pflanzen werden die in den Blättern entstandenen Stoffe schnell zu den Vegetationspunkten hingeschafft, und zwar wohl durch die Holzteile der Gefässbündel und durch die die Gefässbündel umgebenden Scheiden. Jedenfalls weist der Stärkereichtum dieser letzteren darauf hin, dass sie in irgend einer Weise dabei eine Rolle spielen, wenn auch vielleicht nur als einstweiliger Aufbewahrungsort für die Stoffe oder als eine Art Endstation für die Leitung durch das Parenchym (vergl. S. 385).

Bei der Bildung von Knollen, Zwiebeln, Samen und anderen Organen, welche Vorräte speichern und deren Knospen oder Keime eine kürzere oder längere Ruhezeit durchmachen, werden die genannten leicht löslichen Stoffe ebenso in grossen Mengen zu den jungen Organen hingeschafft, um am Bestimmungsort einer Kondensation zu höher zusammengesetzten Körpern zu unterliegen. Man hat angenommen, dass diese Zufuhr mit Hilfe

reiner Diffusionsprozesse geschehe, so dass also der lokale Verbrauch an gelöstem Material selbst — zur Bildung von Stärke, Fett, Eiweiss usw. — durch die verringerte Concentration des Zellsaftes Diffusion zu diesen Orten des Verbrauchs hin hervorrufen sollte. Diese Auffassung ist indessen unrichtig; in der Pflanze sind Kräfte tätig, welche aktiv unter Überwindung der osmotischen Wirkungen die Stoffe nach bestimmten Richtungen hinführen (vergl. auch S. 176). — Das gleiche geht auch unter anderem aus Vöchtings Untersuchungen über Knollenbildung hervor: entfernt man bei verschiedenen Pflanzen (Oxalisarten) die jungen heranwachsenden Knollen, so werden doch in manchen Fällen Stoffe durch die Ausläufer in der normalen Richtung befördert, und dadurch kann abnorme Knollenbildung oder das Anschwellen von Organen, welche normalerweise sich nicht derartig entwickeln, veranlasst werden. Auch wenn man in jungen Speicherorganen, welche noch in Verbindung mit der Mutterpflanze stehen, die Kondensationstätigkeit z. B. durch Verdunkelung junger Fruchtstände (Gerstenähren) herabsetzt, stellt sich heraus, dass die Zufuhr von Amiden usw. den Verbrauch wesentlich übersteigen, also nicht durch den Einfluss des Verbrauchs auf die osmotischen Verhältnisse bedingt sein kann (Johannsen). Bei der Entleerung der Speicherorgane dagegen scheinen reine Diffusionsprozesse von grösserer Bedeutung zu sein (siehe näheres unter Keimung).

Am klarsten treten die hier berührten Stoffwanderungen bei den Bäumen zur Zeit des Laubausschlags zutage. Hier sind es die in Holz und Rinde abgelagerten Materialien (vergl. § 261), von welchen ein grösserer oder kleinerer Teil gelöst und durch den Holzkörper nach oben zu den jungen hervorbrechenden Laub- und Blütensprossen geführt wird. Dieser Transport geschieht durch die Holzgefässe und Tracheïden unter Mitwirkung des umgebenden Parenchyms; dadurch treten im Innern des Holzes Druckwirkungen zutage, welche sich durch das sog. Frühlingsbluten („Saftsteigen“ im engsten Sinne) bei den Bäumen äussert. Diese Erscheinung ist nur ein besonders complicierter Fall eines allgemein verbreiteten Vorgangs, welchen man als Blutung bezeichnet.

263. Blutung, Guttation usw. Es ist seit langer Zeit bekannt, dass viele, sowohl baumartige als krautige Pflanzen, wenn sie nicht zu hoch über der Wurzel abgeschnitten werden, aus der Wunde längere oder kürzere Zeit hindurch eine Flüssigkeit abgeben d. h. bluten. Das Bluten wird oft sehr stark; der Weinstock, Hopfen, Mais und andere geben dafür gute Beispiele ab. Die ausgeschiedenen Flüssigkeitsmengen erreichen oft ein viel grösseres Volum als das Wurzelsystem selbst hat, woraus unmittelbar hervorgeht, dass beim Bluten die Wurzel aus der Erde Flüssigkeit aufnimmt, welche dann durch die Wunde ausgepresst wird. Befestigt man auf dem Stumpf der abgeschnittenen Sprossachse ein mit einem Druckmesser (z. B. einem Quecksilbermanometer) versehenes, geschlossenes und dicht schliessendes Rohr (Fig. 399), so lässt sich der Wurzeldruck, d. h. die Kraft, mit welcher die Flüssigkeit aus der Wurzel ausgepresst wird, direkt messen. Der Wurzeldruck kann je nach dem ganzen Zustande der Wurzel und nach den äusseren Verhältnissen sehr bedeutend sein. Beim Weinstock hat man in einzelnen Fällen Wurzeldruck constatiert, welcher den Druck einer Atmosphäre weit übersteigt; bei tropischen Lianen hat man noch viel höheren Druck gefunden,

und hier kann ein Bluten eintreten, selbst wenn an der Sprossachse Blätter in reichlicher Fülle ausgebildet sind (Molisch, Figdor).

Der Wurzeldruck wird durch die lebenden Gewebe der Wurzel verursacht, jedoch nur dann, wenn sie reichlich mit Wasser versehen werden. Das Wasser wird von den Wurzelhaaren durch das Parenchym geführt und in die Gefässe hineingepresst; an der Wundfläche sieht man in der Regel sehr deutlich, wie die Blutungsflüssigkeit aus den Gefässen hervortritt. Dass die Flüssigkeit stets in einer bestimmten Richtung gepresst wird und zwar, wie angegeben, von aussen her in die Gefässe hinein, lässt sich noch nicht vollkommen erklären. Die Gewebe der Sprossachse üben ähnliche Druckwirkungen aus; auch aus abgeschnittenen Stücken der Sprossachse wird bei Wasserüberschuss Flüssigkeit in die Gefässe hineingepresst. Im allgemeinen scheint die Druckwirkung in den Sprossachsen viel schwächer zu sein als in den Wurzeln und lässt sich nicht immer leicht beobachten. Dieser Druck, welchen also die Gewebe sowohl der Wurzel als auch der Sprossachse hervorrufen können, bezeichnet man mit dem umfassenderen Namen Blutungsdruck. Auch im Parenchym der Blätter sind ähnliche Kräfte wirksam (§ 264).

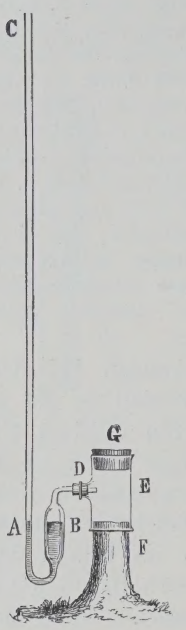


Fig. 399. Apparat zum Nachweis des Wurzeldrucks. *DBAC* Quecksilbermanometer. *E* Glasrohr mit Pfropfen *G* auf dem Stengelstumpf *F* befestigt. Am besten füllt man vor Beginn des Versuchs *E* mit Wasser. Aus dem Steigen des Quecksilbers in *AC* wird der Wurzeldruck berechnet. (Mangin.)

Die Temperatur hat sehr grossen Einfluss auf den Blutungsdruck resp. auf die Menge der ausgepressten Flüssigkeit. Namentlich wird die Wurzeltätigkeit von der Erdtemperatur stark beeinflusst. Bei 0° und darunter findet man kaum eine Spur von Druckwirkung; bei steigender Temperatur aber nimmt der Blutungsdruck sehr stark zu, bis die Temperaturen erreicht werden, bei welchen die Pflanze Schaden nimmt. Freier Sauerstoff ist für die Blutung notwendig. Durch Chloroformierung wird der Prozess zum Stillstande gebracht (Wieler); daraus geht hervor, dass osmotische Verhältnisse allein den Vorgang nicht erklären können.

Periodicität des Blutens. Wenn das Bluten einmal im Gange ist, was bei Wassermangel nicht unmittelbar nach der Verwundung eintritt, so zeigen sich ganz regelmässige tägliche Schwankungen in der Intensität des Blutens. Diese Schwankungen sind ziemlich unabhängig von geringeren Veränderungen der Temperatur und äusseren Verhältnissen. Meistens ist das Bluten am stärksten in den Vormittagsstunden. Die Ursache dieser Periodicität ist uns nicht bekannt. Bei vielen Baumarten beobachtet man eine sehr auffällige jährliche Blutungsperiode. Ahorn, Birke, Buche und andere Bäume bluten oft sehr stark, wenn man die Verwundung im Frühjahr vor dem Laubausschlag vornimmt, während man zu späterer Jahreszeit das Bluten nur in geringerem Masse hervorrufen kann, selbst wenn man die Transpiration durch Entlaubung der Pflanze aufhebt. (Über

tropische Lianen vergl. oben). Dieses starke Frühjahrsbluten (Saftsteigen im engeren Sinne) ist auch dadurch interessant, dass die Blutungsflüssigkeit zu dieser Jahreszeit sowohl an Aschenbestandteilen als auch an gelösten organischen Stoffen, besonders Zuckerarten, sehr reich ist, welche Stoffe zu den austreibenden jungen Sprossen geführt werden, während die Blutungsflüssigkeit zu anderen Zeiten im Ganzen genommen eine sehr verdünnte Lösung darstellt. — Von gewissen Bäumen, z. B. dem amerikanischen Zuckerahorn, lässt sich mit Vorteil Zucker gewinnen; aus der im Frühjahr von anderen Bäumen erhaltenen Blutungsflüssigkeit werden durch Gärung Getränke bereitet. Wenn einmal das Laub sich entwickelt und stärkere Transpiration eintritt, lässt sich die Blutung durch Verwundung der Stämme nicht mehr unmittelbar hervorrufen. — Die jährliche Periode wird zum Teil dadurch bedingt, dass die Bäume im Spätherbst, bei mildem Wetter im Winter und im Beginn des Frühjahrs, trotzdem die Wurzeltätigkeit durch Einwirkung der Kälte herabgesetzt ist, doch nach und nach beträchtliche Mengen von Wasser aufnehmen, welches in die Gefässe gepresst wird. In diesen letzteren herrscht daher gegen das Frühjahr zu ein bedeutender Druck, und der Baum ist mit Wasser gewissermassen übersättigt. Dazu kommen um die Zeit des Laubausschlags die mit den Reservestoffen sich abspielenden chemischen Umsetzungen, infolge deren eine grosse Menge von Zucker entsteht, welche zu einem nicht geringen Teil in die Gefässe eintritt. Wir haben es also bei der jährlichen Blutungsperiode der Bäume mit einer ziemlich complicierten Erscheinung zu tun.

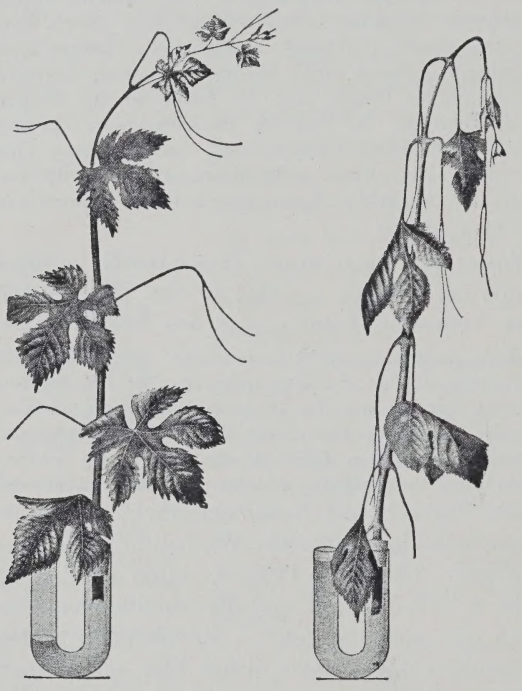
Guttation. Wenn der Wasserverbrauch bei der Transpiration geringer ist als die Zufuhr von Wasser aus der Wurzel, so wird in den allermeisten Fällen Wasser in grösseren oder kleineren Tropfen aus den Blättern ausgepresst. — Diese Wasserausscheidung lässt sich leicht beobachten, wenn man eine gut gedeihende Topfpflanze, z. B. Fuchsia, Calla oder Keimpflanzen der Gerste, des Weizens u. dergl. unter eine Glasglocke bringt, um die Transpiration herabzusetzen, und die Erde vorsichtig erwärmt oder sie mit lauwarmem Wasser begiesst. Auch dadurch, dass man in einen abgeschnittenen jungen Trieb Wasser durch die Schnittfläche einpresst, kann man Tropfenbildung hervorrufen, welche ganz der natürlichen gleicht. — Hierher gehört auch die Beobachtung, dass Schimmel, der Hausschwamm und andere Pilze (besonders in lebhaftem Wachstum begriffene Teile) Flüssigkeit ausscheiden können. (Über die Organe, durch welche die Ausscheidung vor sich geht, siehe S. 218 und 219 und die Abbildungen 273, 274, 275). Bei den Gräsern und den meisten anderen Monokotylen finden sich jedoch keine Hydathoden, sondern das Wasser dringt hier aus kleinen Rissen an der Blattspitze heraus. Das ausgepresste Wasser kann verschiedene Stoffe in Lösung enthalten (vergl. S. 219), ist aber in der Regel ziemlich rein. Bei Tage ist die Transpiration meist stark genug, um ebensoviel oder gar mehr Wasser in Anspruch zu nehmen, als von der Wurzel zugeführt wird, während das Verhältnis sich in der Nacht gewöhnlich umkehrt. In Übereinstimmung damit hat man, jedenfalls bei zahlreichen krautigen Pflanzen, nachweisen können, dass die Wassersäulen in den Gefässen bei der Nacht höher und die Luftblasen kürzer werden oder ganz verschwinden, während die Wassersäulen im Verlauf des Tages kürzer und kürzer, die Luftblasen aber länger und mehr verdünnt werden (Volkens).

Bei einer Reihe von krautigen Pflanzen, z. B. Arten von Nymphaea, Nuphar, Menyanthes, Cucurbita u. a., tritt bei Herabsetzung der Transpiration

Wasser in die Intercellularräume ein („inneres Bluten"), aus welchen es wieder verschwindet, wenn die Verdunstung steigt oder die Wasserzufuhr abnimmt (Jönsson).

Ausscheidungen von zuckerhaltiger Flüssigkeit (Nektar) aus den Nektarien der Blüten sowie Ausscheidung von Enzymen u. dergl. aus verschiedenen Drüsen (vergl. S. 212 und S. 336) beruhen auf lokalen Wirkungen unbekannter Natur in den betreffenden Zellen.

264. Der Transpirationsstrom. In den Pflanzen kann das Wasser sich in so gut wie allen Richtungen, je nach dem lokalen Verbrauch bewegen. Damit jedoch der Verbrauch durch die Transpiration der Blätter gedeckt werden kann, ist besonders starke Wasserzufuhr aus der Wurzel durch den Spross nach oben notwendig. Diese Wasserbewegung, welche viel lebhafter ist als jede andere Stoffwanderung in der Pflanze, heisst der Transpirationsstrom (das Saftsteigen im weiteren Sinne). Diese Wasserbewegung (man könnte sie „durchgehende Wasserbewegung" nennen) spielt sich bei krautigen Stengeln in den Holzteilen der Gefässbündel, bei den Holzpflanzen in den jüngeren oder jüngsten Jahrringen des Holzkörpers ab, in beiden Fällen besonders in Gefässen und Tracheïden. Stellt man abgeschnittene Zweige, welche indessen vorher etwa eine Stunde lang in Wasser liegen müssen, um sich mit Wasser zu sättigen, damit das Resultat nicht zweideutig wird, in eine Lösung von gewissen Farbstoffen, z. B. Indigokarmin, welches für die Pflanze unschädlich ist und in die lebenden Zellen nicht eindringt, so kann man nach Verlauf einiger Zeit leicht an Schnitten nachweisen, wie die gefärbte Flüssigkeit in den genannten Bahnen aufwärts gedrungen ist. Entfernt man ein ringförmiges Stück Rinde (vergl. S. 374), so wird die Wasserbewegung dadurch nicht unterbrochen; sie hört indessen auf, wenn das Holz für sich durchschnitten wird, oder wenn man Gefässe und Tracheïden etwa dadurch verstopft, dass man das Zweigende in geschmolzene



400 401

Fig. 400. Abgeschnittener Weinrebenzweig mit offenen Gefässen: der Zweig saugt Wasser auf und hält sich frisch. — Fig. 401. Ebensolcher Zweig, dessen Gefässe verstopft worden sind: der Zweig kann kein Wasser anfsaugen und muss verwelken. (Errera und Laurent.)

Kakaobutter oder in gelöste Gelatine taucht, welche in den wasserleitenden Organen erstarrt (Fig. 401). Dieser letztere Versuch beweist, dass die Lumina der Wassergefässe selbst für die Wasserleitung in Betracht kommen (Elfving), und dass nicht etwa die Wandungen der Wassergefässe und der Holzzellen die Leitungsbahnen darstellen, wie man früher aus der Erscheinung, dass die Gefässe im Sommer bei lebhafter Transpiration viel Luft enthalten, allgemein geschlossen hatte. Die Wasserbewegung geschieht am leichtesten in der Richtung der Gefässbündel, also in der Richtung des Holzverlaufs; ihre Geschwindigkeit kann ziemlich gross sein, von 0,2—3 m in der Stunde, bei Lianen (z. B. Bryonia, Cucurbita) sogar bis zu 6 m in der Stunde. Da die Gefässbündel meist in gegenseitiger Verbindung stehen, so kann eine ziemlich lebhafte Wasserbewegung auch in schräger oder wagrechter Richtung verlaufen; daher brauchen auch Blätter an Bäumen oder Zweigen nicht zu welken, wenn man das Holz bis über die Mitte hinaus durchschneidet und dann weiter oben dieselbe Operation von der entgegengesetzten Seite her vornimmt. Das Wasser bewegt sich in diesem Fall in schräger Richtung zwischen den Einschnitten aufwärts, wie sich an abgeschnittenen Zweigen durch Benützung von Farbstoffen in der oben erwähnten Weise leicht zeigen lässt. Sind aber, wie bei dem gewöhnlichen Gummibaum (Ficus elastica), die Verbindungen zwischen den Gefässbündeln nur unvollkommen ausgebildet, so bringt der Doppeleinschnitt die Wasserbewegung zum Stillstand.

Wie eigentlich der Transpirationsstrom, besonders bei Bäumen, zustande kommt, ist ein viel umstrittenes, schwieriges Problem und es ist auch noch nicht einmal entschieden, in wieweit lebende Zellen für den Prozess notwendig sind. Für eine kurze Zeitdauer hindert die Abtötung des Holzes durch Wärme (z. B. Verbrühen mit Dampf) oder durch Gifte die Wasserbewegung nicht, selbst wenn die abgetötete Partie mehrere Meter lang ist (Strasburger u. a.); daraus folgt aber doch noch nicht, dass die Lebenstätigkeit für den normalen Verlauf und den dauernden Betrieb des Vorganges keine Bedeutung habe. Dass lebende Zellen notwendig sind, um Flüssigkeit beim Bluten u. dergl. in die Gefässe einzupressen, haben wir auf S. 376 gesehen, und diese Druckwirkungen stehen wohl kaum ausser Zusammenhang mit der Erhaltung der durchgehenden Wasserbewegung. Die Wasseraufnahme durch die Wurzeln, eine Grundbedingung für die Wasserbewegung, ist in hohem Masse von den lebenden Zellen abhängig, wie ja aus dem grossen Einfluss der Temperatur auf die Wurzeltätigkeit deutlich hervorgeht. Kühlt man die Wurzel einer lebhaft transpirierenden Pflanze, etwa einer Zimmerpflanze dadurch ab, dass man den Topf in einen eisgekühlten Behälter bringt, so werden die Blätter bald zu welken beginnen; die Wasserzufuhr aus der Wurzel ist zu gering geworden (Sachs). Ist dagegen umgekehrt eine Pflanze durch starke Transpiration oder Wassermangel welk geworden, so genügt bekanntlich Begiessen mit lauwarmem Wasser, um die Pflanze schnell wieder frisch zu machen (vergl. S. 367). Verschiedene Pflanzen sind in verschiedenem Grade gegen Abkühlung der Wurzeln empfindlich. Dagegen hat Abkühlung des Stammes fast gar keinen

Einfluss auf die Wasserbewegung (Kosarow). Man könnte darnach versucht sein, im Wurzeldruck selber die Ursache für die Wasserbewegung zu erblicken, doch ist dieser nicht stark genug, um die Flüssigkeit bis in die obersten Zweige hoher Bäume hinaufzupressen, und noch dazu ist gerade die Luft in den Gefässen bei lebhafter Transpiration meist stark verdünnt, so dass zu diesen Zeiten keine Rede von einem Durchpressen von Flüssigkeit sein kann.

Die Saugwirkung, welche die Transpiration hervorrufen kann (S. 368), würde ebenfalls nicht hinreichend sein, um das Wasser auf grössere Höhen hinaufzuheben. — Selbst wenn durch die Saugwirkung der Transpiration in den Gefässen vollkommen luftleere Räume entstehen könnten, so würde die Saugwirkung das Wasser höchstens auf die 10 Meter heben können, welche dem Druck einer Atmosphäre entsprechen. Diese Saugwirkung würde also nur für kleinere Bäume, Sträucher und Kräuter in Betracht kommen, und es ist kein Grund, einzusehen, weshalb wir zwischen grossen und kleinen Pflanzen in dieser Hinsicht wesentliche Unterschiede annehmen sollten. Dazu kommt, dass die Saugwirkung gewöhnlich nur auf eine verhältnismässig kurze Strecke fortgepflanzt wird, und zwar, wie es scheint, verhältnismässig langsam von den das Saugen hervorrufenden transpirierenden Pflanzenteilen. Selbst bei sehr lebhafter Transpiration hat man oft in den Gefässen wenig unterhalb der Baumkrone nur sehr schwaches Saugen beobachtet (Schwendener). Diese Verhältnisse scheinen besonders dadurch bedingt zu sein, dass bei lebhafter Transpiration die Gefässe und Tracheïden gleichzeitig (verdünnte) Luft und Wasser enthalten, so dass Luftblasen mit Wassersäulen abwechseln. Diese Systeme von alternierenden Luft- und Wassersäulchen bilden eine sog. Jamin'sche Kette, welche dadurch charakterisiert ist, dass sie sehr schwer beweglich ist; sie übt vermutlich in Gefässen und Tracheïden einen gewissen Widerstand gegen Verschiebung aus und hindert damit zugleich die Saugwirkung auf grosse Entfernung. Die Saugwirkung der Transpiration kann also nicht die Hauptursache für den Transpirationsstrom sein. Rein lokal, z. B. in den Blattspreiten, trägt indessen die Saugwirkung in den Wassergefässen vielleicht zur Regulierung der Wasserverteilung je nach dem Verbrauch bei.

Auch andere Kräfte, wie die Capillarität (Böhm u. a.) und die Cohäsion des Wassers (Askenasy, Dixon und Joly) hat man zur Erklärung der durchgehenden Wasserbewegung heranzuziehen versucht, ohne dass es indessen gelungen wäre, wirklich ihre Bedeutung für die Verhältnisse, wie sie in der Pflanze vorliegen, zu beweisen.

„Pumpwirkung" durch die Blätter. In neuerer Zeit hat Dixon sehr lehrreiche Versuche mit Zweigen von einer Reihe von verschiedenen Pflanzen angestellt. Die Zweige werden unmittelbar nach dem Abschneiden in Wasser gesetzt und einige Zeit in einem feuchten Raum gehalten, damit die Luftverdünnung in den Gefässen aufgehoben wird und der Gang der Versuche nicht durch rein physikalisches Einsaugen von Wasser gestört werden kann. Bringt man nun einen Zweig mit Hilfe eines wasserdicht schliessenden Korks im Halse einer umgekehrten Glasglocke derart an (Fig. 402 *A*), dass der obere beblätterte Teil des Zweigs in der Glocke steht, während sein unteres Ende durch den Kork abwärts in ein Becherglas *(B)* mit Wasser reicht, so wird die Transpiration aufgehoben, wenn man die Glocke mit Wasser füllt, wie aus der Abbildung anschaulich wird. Nichtsdestoweniger steigt fortgesetzt Wasser im Zweige aufwärts, wie man leicht beobachten kann, wenn man das Wasser des Becherglases durch eine Eosinlösung ersetzt, deren Eindringen sich an Schnitten konstatieren lässt. Ganz das gleiche Resultat

erhält man, wenn der Zweig in Luft steht, welche so mit Wasserdampf übersättigt ist, dass die Blätter von Nässe tropfen, und in welcher selbstverständlich jede Transpiration ausgeschlossen ist (vergl. S. 366). Entblättert man den Zweig, so geht die Aufnahme der Eosinlösung nur langsam vor sich, ebenso in Zweigen mit abgetöteten Blättern. Es müssen also ganz besonders die lebenden Zellen der Blätter sein, welche die hier angeführte, in bestimmter Richtung wirkende, „pumpende“ (zu gleicher Zeit saugende und weiterleitende) Wirksamkeit ausüben, welche von der Saugwirkung durch Transpiration vollkommen unabhängig ist. — Diese eigentümliche Wirksamkeit ist wahrscheinlich besonders stark bei dem die Nerven umgebenden Parenchym sowie bei Hydathoden. Abgeschnittene Blätter, z. B. von Eucalyptus, welche in Wasser (mit Eosin) gesetzt und in dampfübersättigtem Raum gehalten werden, sind denn auch imstande, die feinsten Nervenendigungen mit der Eosinlösung zu füllen. Gegenwart von Sauerstoff ist unerlässlich; Wärme begünstigt diese Wasserbewegung, welche also wie Bluten und Wurzeldruck eine Lebensäusserung bedeutet. Auch bei submersen Pflanzen darf man eine entsprechende Tätigkeit annehmen, worauf auch das Vorkommen von Hydathoden schliessen lässt. Bis zu welchem Grade Tropfenbildung (§ 263) in den einzelnen Fällen auf Wurzeldruck oder auf der eigenen Tätigkeit der Blätter beruht, ist nicht leicht zu bestimmen; im übrigen ist die hier besprochene Pumpwirkung kaum etwas anderes als ein besonderer Fall aus der Gruppe von Erscheinungen, welche sich in Wurzeldruck und Bluten äussern.

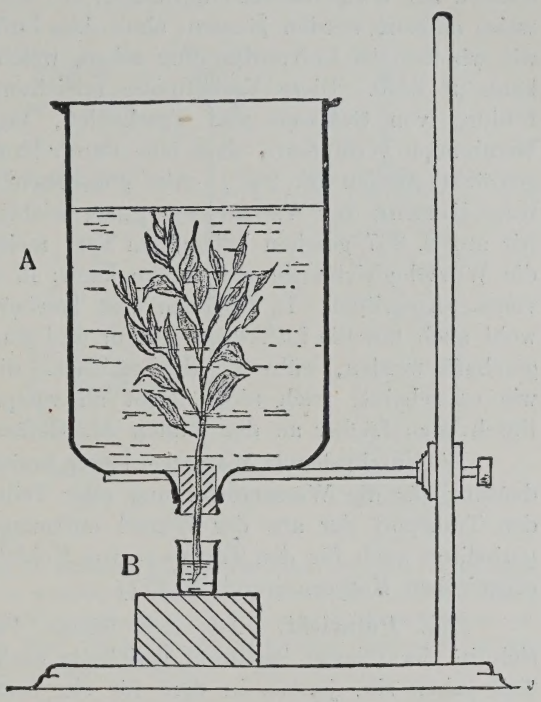


Fig. 402. Versuch zum Nachweis der von der Transpiration unabhängigen Wasserbewegung. Siehe Text. (Dixon.)

Alles in allem spielen sich also in der Wurzel und in den Blättern lebhafte physiologische Vorgänge ab, durch welche das Wasser nach oben gepresst oder gepumpt wird, und welche offenbar in hohem Grade bei dem Zustandekommen des Transpirationsstromes mitwirken, während die Lebenstätigkeit der Sprossachse hierbei eine mehr passive Rolle spielt oder, wie oben angeführt, sogar vollständig entbehrt werden kann. Wenn nun auch die Lebenstätigkeit auf kürzere oder längere Zeit ausgeschaltet werden kann, so ist damit doch noch nicht gesagt, dass sie unter normalen Verhältnissen hier gar keine Rolle spiele. Es ist noch ganz unklar, in welcher Weise das aktive „Pumpen“ der Wurzeln und Blätter mit den im Holzkörper wirkenden

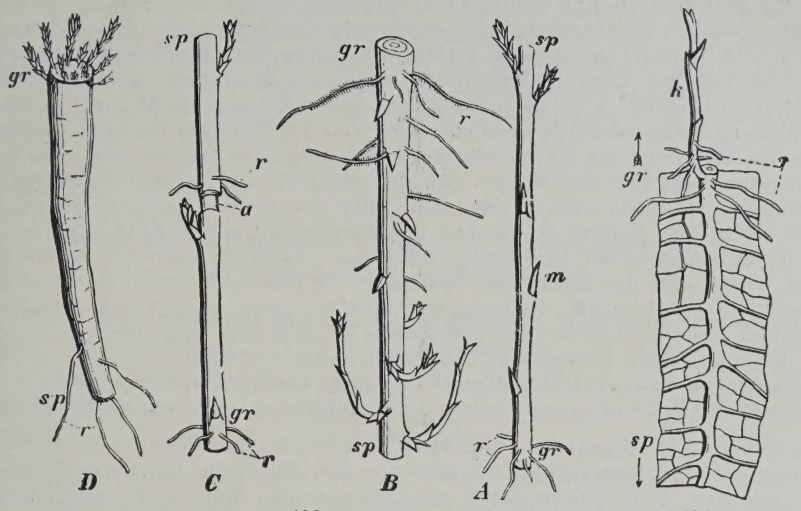
Faktoren zusammenarbeitet, welche die Wasserbewegung beherrschen und von Kälte, Giften, Verbrühen und anderen dem Leben schädlichen Einwirkungen kaum beeinflusst werden. Gefässe und Tracheïden können wir am ehesten als Wasserbehälter auffassen; sie sind so eingerichtet, dass sie teilweise entleert werden können, ohne dass Luft von aussen eindringen kann, wie wir aus der Luftverdünnung sehen, welche die Transpiration hervorrufen kann (S. 368). Diese Verhältnisse erleichtern natürlich auch die erneute Füllung von Gefässen und Tracheïden, und die Verdickungsleisten der Membranen verhindern, dass jene durch Druck von aussen her zusammengedrückt werden (S. 241). Als Wasserbehälter sind die Gefässe für die Regulierung der Wasserbewegung wichtig, da ja die Transpiration, wie wir auf S. 367 gesehen haben, am Tage meist mehr Wasser verbraucht, als die Wurzel gleichzeitig aufnehmen kann: in diesen Fällen wird der Wasservorrat angegriffen. In Gefässen und Tracheïden kann übrigens das Wasser wohl auch um die Luftblasen herum und durch die Wände hindurch weitergeschafft werden, während die Luftblasen die Wände nicht passieren und, wie es scheint, auch nicht leicht an vorspringenden Leisten vorbei oder durch enge Löcher an den Enden der Gefässglieder durchkommen können.

Die durchgehende Wasserbewegung besitzt, ausser ihrer allgemeinen Bedeutung für die Wasserversorgung aller Teile der Pflanze, Wichtigkeit für den Transport der aus der Wurzel aufgenommenen Salze zu den Blättern, periodisch auch für den Transport von Kohlehydraten und anderen gelösten organischen Körpern (vergl. S. 377).

265. Polarität. Aus den letzten Paragraphen geht hervor, dass sich in der Pflanze bestimmt gerichtete Stoffwanderungen abspielen. Zum Teil gehen sie, jeweils in dem für sie bestimmten Gewebe, in einander entgegengesetzten Richtungen; so ist die durchgehende Wasserbewegung durch das Holz nach oben gerichtet, während die Stoffausfuhr aus den Blättern besonders durch das Siebgewebe nach abwärts geht. Dazu kommt, dass die Gewebe in der Regel eine polare Organisation besitzen, welche den für die Stoffwanderung gegebenen Hauptrichtungen entspricht. Besonders bei Spross und Wurzel finden wir einen sehr ausgeprägten Gegensatz zwischen Spitze und Basis des Organes, welcher sich besonders bei den Reproduktionsvorgängen äussert und als Ausdruck einer Polarität in der Organisation (Vöchting) aufgefasst wird. An abgeschnittenen Zweigstücken entfalten sich diejenigen Knospen am kräftigsten, welche der Spitze des Zweiges (d. h. seinem organisch oberen Ende) am nächsten stehen, gleichgültig ob die Zweige mit der Spitze nach oben (Fig. 403 *A*) oder nach unten *(B)* gehalten werden; die unteren Knospen entwickeln sich nicht oder nur schwach. Dagegen bilden sich Wurzeln nur oder doch am leichtesten an der Basis des Zweigstückes (d. h. an seinem organisch unteren Ende), ohne Rücksicht darauf, ob der Zweig aufrecht oder umgekehrt steht (Fig. 403 *A* und *B*).

Durch Ringelschnitte lässt sich der Zweig in eine entsprechende Anzahl von Stücken teilen, deren jedes die gleichen Phänomene zeigt, wie die einzelnen Stücke

eines mehrfach ganz durchschnittenen Zweiges (Fig. 403 *C*). Ganz entsprechendes beobachtet man an Zweigstücken, an denen die Knospen erst zur Ausbildung gelangen sollen. Je nachdem ein Schnitt also oberhalb oder unterhalb einer bestimmten Stelle des Zweiges geführt wird, wird diese der Ort für Sprossbildung oder für Wurzelbildung



403 404

Fig. 403. *A* Stück eines Weidenzweiges in aufrechter Stellung; *gr* Basis; *sp* Spitze; *m* Knospen; *r* Wurzeln. *B* ein kräftigerer Zweig in umgekehrter Stellung. *C* Zweigstück mit einem Ringelschnitt bei *a*; Stellung aufrecht; oberhalb *a* entwickeln sich Wurzeln. *D* Wurzelstück in aufrechter Stellung. (Vöchting.) — Fig. 404. Stück eines Blattes (schwach vergrössert); *gr* und *sp* wie in Fig. 403; *k* Knospe; *r* Wurzeln. (Vöchting.)

werden. Die Wurzel verhält sich ganz ähnlich, aber diametral entgegengesetzt; ein Wurzelstück bildet Knospen an seiner Basis (dem gegen den Spross gewendeten Ende), Wurzeln an seiner Spitze (Fig. 403 *D*) und zwar, ebenso wie beim Spross, unabhängig von der Stellung, in welcher es angebracht wird. Bei Sprossachsen und Wurzeln sind damit „polare" Gegensätze in der Längsrichtung der Organe nachgewiesen; jedes kleine Fragment, ja sogar wohl jede einzelne Zelle einer Wurzel oder Sprossachse besitzt, ebenso wie die Pflanze als Ganzes, einen „Wurzelpol" und einen „Sprosspol". Es verdient immerhin erwähnt zu werden, dass man durch umgekehrtes Einpflanzen knospenloser Sprossglieder gelegentlich (z. B. bei Pappelarten) Sprossbildung auch nahe bei dem nun aufwärts gerichteten Grunde des Sprosses beobachten kann. Die Schwerkraft begünstigt nämlich Sprossbildung nach oben und Wurzelbildung nach unten, was sich in Fig. 403 *B* (verglichen mit *A*) durch Verschiebung der Wurzelbildung nach unten zu äussert. Die Schwerkraft kann also gelegentlich die Polarität überwinden.

An einem Zweig- oder Wurzelstück geschieht die Sprossentwickelung am leichtesten an dem Pol, zu welchem das Wasser hinströmt und von welchem die organischen Stoffe fortgeleitet werden; es ist ja die Aufgabe der Sprosse, selbst organische Stoffe zu erzeugen, während sie Wasser verbrauchen, das ihnen zugeführt werden muss. Die Wurzeln bilden sich am leichtesten an dem Pol, zu welchem die organischen Stoffe vorzugsweise hingeführt werden und von welchem das Wasser abströmt; die Wurzeln haben ja eben die Aufgabe, für die Wasseraufnahme von aussen her zu sorgen, wogegen sie organische Stoffe nicht producieren können, welche ihnen also zugeführt werden müssen. Aus all dem geht

deutlich hervor, dass die Polarität in Beziehung zu den Hauptrichtungen der Stoffwanderung steht. Vöchting hat auch durch Transplantationsversuche — d. h. Versuche, auf verschiedene Weise Pflanzenteile aufeinander zu verpfropfen — nähere Untersuchungen über die Polarität anstellen können. Als allgemeines Gesetz lässt sich aussprechen, dass ungleichnamige Pole einander „anziehen", gleichnamige Pole einander „abstossen", d. h. Wurzelpole und Sprosspole können leicht zusammenwachsen, während zwischen gleichartigen Polen ausserordentlich schwer eine Verwachsung eintritt, welche ja auch Störungen im Verlauf der Stoffwanderung mit sich führen würde. Schneidet man aus einer in Wachstum begriffenen Zuckerrübe einen Würfel aus, welcher sofort wieder in normaler Stellung an seinen Platz gebracht wird, so tritt die Verwachsung ausserordentlich leicht ein; wird aber der Würfel in umgekehrter Stellung eingesetzt, so verwachsen die horizontalen Wundflächen nicht miteinander; hier treffen jetzt gleichnamige Pole aufeinander. An den senkrecht stehenden Wundflächen kann Verwachsung eintreten, und in dem dann gebildeten neuen Gewebe entstehen kreisförmig verlaufende Gefässe und andere Leitungsgewebe, welche Übergänge zwischen den in entgegengesetzten Richtungen wirkenden Leitungsorganen der invers eingefügten Würfel und der Mutterrübe bilden. — In Blättern finden wir eine etwas andere Form von Polarität; Knospen und Wurzeln gehen beide von dem gegen den Blattgrund gerichteten Ende eines Blattstückes aus (Fig. 404). Reproducierende Blätter (z. B. Begonia) bilden nämlich, in Übereinstimmung mit dem Charakter des Blattes als Seitenorgan, neue vollständige Pflanzen, während reproducierende Wurzeln und Sprosse als Achsenorgane zwischen die neugebildeten Organe eingeschaltet werden.

266. Wie eigentlich die Stoffwanderung zustande kommt, wissen wir nicht. Als gegeben müssen wir ansehen, dass die Stoffe, im ganzen genommen, gelöst wandern, doch können durch die Löcher in den Wänden der Siebröhren mit durchgepresstem „Saft" auch kleine feste Körnchen mitgeführt werden; ob diese Erscheinung indessen eine wesentliche Bedeutung für das Leben der Pflanze besitzt, ist nicht bekannt. Ohne Zweifel sind die Siebplatten für die Stoffwanderungen von Wichtigkeit, doch ist es sehr zweifelhaft, ob die äusserst engen, mit stilliegendem Plasma ausgefüllten Durchbohrungen, welche die Zellen in parenchymatischen Geweben miteinander verbinden, für die Stoffwanderung eine Rolle spielen. In vielen Fällen, unter anderem bei der gesamten Stoffaufnahme von aussen her bei den höheren Pflanzen, müssen die gelösten Stoffe Zellwände passieren. Und da die Stoffe teils durch Cytoplasmabewegungen, teils auch durch Erschütterungen durch den Wind und andere Stösse im Inneren der einzelnen Zelle bald verteilt werden, so liegen die wichtigsten Probleme der Stoffwanderung gerade in der Passage der Stoffe durch die Zellwände und die daran grenzende Hautschicht. Reine Diffusionsströmungen, d. h. Stoffbewegungen, welche ausschliesslich durch osmotische Kräfte hervorgerufen werden, und welche also notwendigerweise von Stellen, wo der betreffende Stoff in stärkerer Concentration sich befindet, nach Orten, wo er in schwächerer Concentration auftritt, gehen müssen, haben offenbar hierbei nicht die grosse allgemeine Bedeutung, die man ihnen früher zugesprochen hat (vergl. S. 375); sicher wirkt ein compliciertes Spiel von Stoffumbildungen bei diesen Vorgängen mit, und die Zellen besitzen ohne Zweifel die Fähigkeit aktiver Stoffaufnahme resp. -ausscheidung ganz unabhängig von osmotischen Verhältnissen (S. 176). Im Verlaufe der Wanderungen der stickstoffreien Stoffe spielt sich bei den meisten höheren Pflanzen eine continuierliche Ablagerung und Lösung von Stärke ab. Ganz besonders sind es die Parenchymscheiden der Gefässbündel, in welchen diese sogenannte „transitorische" Stärkebildung vor sich geht; daraus folgt aber keineswegs, dass diese „Stärkescheiden" die eigentlichen Leitungsbahnen darstellen (vergl. S. 373). Die Bildung von Stärke in diesem Falle ist, wie die Stärkebildung überhaupt, der Ausdruck für die Steigerung des Inhaltes der Zellen an gelösten Kohlehydraten über eine bestimmte Grenze hinaus (vergl. S. 304), und die Stärkebildung muss also am ehesten als eine Regulierung der Concentration in den Zellen bei lebhafter Stoffzufuhr angesehen werden. Die Scheiden bilden also längs der Leitungsbahnen Behälter von Stärke, welch letztere leicht wieder zu Zucker ge-

löst werden und in die Leitungsbahnen eintreten kann. Man sieht daher auch in schnellwachsenden Pflanzenteilen sehr allgemein, dass die Scheiden auf kürzere oder längere Strecken keine Stärke enthalten, welche sich indessen später wieder einfinden kann. Stärkeführende Scheiden umgeben manchmal auch junge Stränge von Festigungsgewebe u. dergl., wo die abgelagerte Stärke nach und nach im Verlaufe der Entwickelung aufgebraucht wird; es sind also diese Scheiden nicht Leitungsbahnen, sondern eher Endstationen für die Zufuhr zu den in Entwickelung begriffenen Festigungsgeweben. Die Stärkescheiden stellen also zeitweilig oder dauernd Stärkebehälter dar, womit noch nicht ausgeschlossen ist, dass ihnen nebenher auch noch andere Funktionen zugeteilt sind.

Kap. 41. Allgemeine Übersicht: Der Stoffwechsel, seine Bedeutung und Resultate.

267. Der augenfälligste Zug im Stoffwechsel sowohl der Tiere als der Pflanzen ist die Tatsache, dass die mannigfaltigsten Stoffe, welche an und für sich sehr beständig sind oder nur in geringem Grade vom Sauerstoff der Luft angegriffen werden, sehr schnell oxydiert oder in anderer Weise zersetzt werden, wenn sie in den Aktionsbereich lebender Zellen kommen.

In einer wässerigen Zuckerlösung, welche ohne Zutritt von Organismen der Luft ausgesetzt ist, wird der Zucker nur in sehr geringem Grade verändert; können aber Hefepilze oder andere Mikroorganismen zum Zucker gelangen, oder wird dieser etwa von einem Tiere oder einer höheren Pflanze aufgenommen, so werden in kürzester Zeit bedeutende Umsetzungen eintreten. Je nach den Umständen setzen nämlich alsdann Gärungen ein, oder aber der Zucker wird völlig zu Kohlensäure und Wasser, oder unvollständig, etwa zu Apfelsäure u. ähnl. oxydiert usw.; endlich kann der Zucker teilweise zur Bildung von Stärke oder von anderen complicierteren Inhaltskörpern des Organismus verwendet werden.

Alle derartigen Umsetzungen verlaufen leicht und glatt durch Vermittelung und im Innern der lebenden Organismen, und zwar bei Temperaturen, welche viel niedriger sind, und durch Reaktionen, welche ganz andere Charaktere tragen als diejenigen, mit welchen wir gewöhnlich in unseren Laboratorien arbeiten, wenn organische Körper chemisch verändert werden sollen.

Diese intensiven Wirksamkeiten in und an den lebenden Organismen sind dadurch möglich, dass in den Zellen eine ganze Reihe von Körpern auftreten, welche die verschiedenen chemischen Reaktionen in hohem Grade beschleunigen. Schon öfters sind im vorhergehenden diese Körper erwähnt worden unter der Bezeichnung Enzyme oder Fermente. Ihre chemische Zusammensetzung ist unbekannt; sie werden jedoch meistens als Verwandte der Eiweisskörper angesehen. Jedenfalls werden sie nur von lebenden Zellen produciert; nach der Bildung werden sie ausgeschieden oder in der Zelle zurückgehalten. Bei Erwähnung der Alkoholgärung (§ 247) wurden schon solche Beispiele angeführt: die Zymase bleibt in den Zellen, die Invertase kann ausgeschieden werden.

Die Enzyme lassen sich öfters aus den betreffenden Organen und Geweben ausziehen oder auspressen und können dann chemisch näher untersucht werden, vergl. § 205. In bezug auf ihre Wirkungen können wir die Enzyme zu den Körpern beziehen, welche Kontaktwirkung („Katalyse") zeigen. Damit ist aber nichts über die besondere Art ihrer Wirksamkeit gesagt. Die Enzymwirkungen sind dadurch charakterisiert, dass die Enzyme, auch in äusserst geringer Concentration, die betreffende chemische Reaktion beschleunigen und ferner dadurch, dass ein gegebenes Enzym meistens eine ganz spezielle Wirkung hat, wie schon in § 205 erwähnt wurde.

Das klarste Schema einer Enzymwirkung bietet uns die hydrolytische Spaltung der Maltose. Ein im Pflanzenreich u. a. in den Hefen vorkommendes Enzym, die Maltase, hydrolysiert in wässeriger Lösung die Maltose, wobei Glucose gebildet wird:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 2\ C_6H_{12}O_6.$$

Diese Umsetzung geschieht auch ohne Anwesenheit des Enzyms, aber äusserst langsam, so langsam, dass man, praktisch genommen, sagen darf, erst das Enzym „ruft die Spaltung hervor". Bei dieser Wirkung hat es sich nicht nur gezeigt, dass die Hydrolyse nicht weiter schreitet, wenn eine gewisse Menge Glucose sich neben der Maltose gebildet hat, sondern es wird angegeben (Craft Hill), dass nach Hinzufügen von Glucose ein Teil dieses Körpers zu Maltose kondensiert wird. Auch wenn das Enzym auf reine Glucose einwirkt, tritt Kondensation ein. Das Enzym bedingt in diesen Fällen also einen ganz entgegengesetzten Vorgang, nämlich:

$$2\ C_6H_{12}O_6 = C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O.$$

Wir haben es eben hier mit einem Beispiel chemodynamischen Gleichgewichts zu tun, indem der hier erwähnte Gesamtvorgang zu den sogenannten „reziproken" oder „reversiblen" Vorgängen gehört, d. h. Vorgängen, welche „zurückgehen" können. Bei derartigen Vorgängen wird — unter gegebenen äusseren Umständen — Gleichgewicht eintreten, wenn die Lösung einen bestimmten prozentischen Gehalt an den verschiedenen an der Reaktion teilnehmenden Körpern hat. Mit einer chemischen Bezeichnung wird der hier erwähnte reziproke Vorgang, die Hydrolyse der Maltose zu Glucose und (oder) die Kondensation der Glucose zu Maltose, folgendermassen geschrieben:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O \rightleftarrows 2\ C_6H_{12}O_6.$$

Das eben erwähnte Beispiel zeigt, dass das Enzym wohl den chemischen Vorgang beschleunigt, nicht aber seine Richtung bestimmt, denn diese hängt von den gegebenen chemischen Gleichgewichtsverhältnissen ab. So haben die durch Enzyme angeregten Vorgänge in gewissen Fällen eine unzweideutig reziproke Natur gezeigt, und diese Erscheinung ist von sehr grosser principieller Bedeutung für die nähere Erforschung des Wesens der Stoffwechselvorgänge.

Immerhin sind — bei den Temperaturen, welche im Organismus herrschen und bei den chemischen Zuständen, welche wir in den Zellen annehmen — die meisten der Vorgänge, welche von den Enzymen angeregt oder beschleunigt werden, nicht deutlich reziprok, sondern, praktisch gesprochen,

einseitig gerichtete Reaktionen; im wesentlichen sind sie Zersetzungsvorgänge, besonders Hydrolysen und Oxydationen. Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass viele dieser Enzyme doch eine wichtige Rolle bei der Synthese spielen; unsere Einsicht in das Getriebe der lebenden Zellen ist noch zu gering, um im einzelnen sichere Entscheidung zu treffen. Die physiologischen Chemiker sind durchaus noch nicht einig in ihrer Auffassung der Natur der Enzymwirkungen.

Insofern die Enzymwirkungen als Zersetzungen organischer Stoffe auftreten, können sie in drei Hauptklassen eingeteilt werden: Hydrolyse, Oxydation und tiefer gehende Zersetzung, vergl. § 205. Hierzu treten noch einige Specialfälle, wie Lab-Enzyme, welche Eiweissstoffe coagulieren u. a. m. Ferner mag angeführt werden, dass auch die Existenz von Antienzymen (Antifermenten, Antikörpern), d. h. Körpern, welche eine gegebene Enzymwirkung hindern, erwiesen ist. Zuerst im tierischen Organismus gefunden, sind Antienzyme nun auch bei Pflanzen in speciellen Fällen nachgewiesen (Czapek). Von diesen noch in den ersten Anfängen stehenden Untersuchungen dürfen wir wichtige Aufschlüsse für das Verständnis des Verlaufs und der Regulierung des Stoffwechsels erwarten.

Als Verdauungsvorgänge bezeichnet man die zahlreichen Serien von verschiedenen, wenig tiefgehenden und fast immer hydrolytischen Spaltungen, welche in den Organismen die Umsetzung der allermeisten organischen Körper einleiten; die Mitwirkung der Enzyme bei diesen Spaltungen hat man schon seit langer Zeit erkannt. Im Kap. 37 sind bereits mehrere Beispiele von Verdauung bei Pflanzen gegeben worden; besonders bei den Insekten fangenden Pflanzen finden sich viele Arten mit ausgeprägter, typischer Verdauungstätigkeit (Nepenthes, Dionaea, Drosera u. a.), welche ganz der Eiweissverdauung im tierischen Darmkanale entspricht (§ 238). Durch die Verdauung werden höher zusammengesetzte, meist ungelöste Körper zu einfacher zusammengesetzten, in Wasser löslichen Produkten, welche von den Zellen direkt aufgenommen und ausgenutzt werden können. Auch Kohlehydrate, besonders Polysaccharide, unterliegen der Verdauung; so ist es nachgewiesen, dass viele als „Schimmel“ auftretende Pilze und andere Microorganismen, wenn sie auf Brot, Stärkekleister u. dergl. kultiviert werden, Enzyme ausscheiden, welche die Stärke hydrolysieren und dadurch eben verwertbar machen. Viele parasitische Pilze producieren Cellulose hydrolysierende Enzyme, durch welche die Zellwände der Wirtspflanze gänzlich oder auch rein lokal gelöst werden, so dass die Pilzhyphen weiter vordringen können usw. Eine ganz besonders umfassende Verdauung spielt sich bei der Keimung der Samen ab, indem der sich entwickelnde Keim mehrere verschiedene Enzyme ausscheidet, welche die Eiweissstoffe, das Fett und die Polysaccharide des Endosperms verdauen. Das Endosperm ist übrigens dabei auch selbst tätig, indem die Endosperm-Zellen durch selbst producierte Enzyme ihre Vorräte zum Teil verdauen. In Samen ohne Endosperm, in welchen also die Vorräte nur im Keim abgelagert sind, werden durch entsprechende Vorgänge im Keime selbst die Vorratsstoffe

verdaut und dadurch für die heranwachsenden jungen Teile zugänglich. In diesen beiden letztgenannten Fällen (Verdauung innerhalb des Endosperms bezw. innerhalb des Keimes) kann von innerer (intracellularer) Verdauung gesprochen werden. Es ist aber leicht einzusehen, dass zwischen dieser Art der Verdauung und der typischen (extracellularen) Verdauung mittels ausgeschiedener Enzyme kein Wesensunterschied besteht.

Beispiele für Stoffumsetzungen bei der Keimung sind schon in §§ 206 und 247 gegeben. Die Ausnutzung der Vorräte in keimenden Knollen, treibenden Zwiebeln, Winterknospen und ähnlichen Organen geschieht im wesentlichen durch innere Verdauung, ganz dem Verhalten endospermloser Samen entsprechend. Auch die Lösung der in den Laubblättern gebildeten Stärke (§ 213) ist ein Vorgang der gleichen Art. Die Verdauungen aktivieren also höher zusammengesetzte Körper, welche nicht unmittelbar in den Betrieb des Stoffwechsels eintreten können.

Innere Verdauung der Vorräte spielt sich unzweifelhaft in jeder lebenden Zelle ab und bildet eine wichtige Seite der Abbau-Prozesse. Die Übergänge von der Verdauungstätigkeit zu den tiefer gehenden Spaltungen, welche schliesslich zur Bildung von Kohlensäure, Wasser und anderen Abbauprodukten führen, sind wohl meistens ganz allmähliche; namentlich gilt dies für den Abbau der Eiweisskörper. Die Verdauung der Kohlehydrate kann mit der Bildung der Monosaccharide als abgeschlossen bezeichnet werden. Deshalb kann man beispielsweise die invertierende Wirkung der Hefezellen auf Rohrzucker ganz klar als Verdauungsvorgang hinstellen, welche der Gärung (hier also der Zymasewirkung) vorangeht; dieser letztere Vorgang gehört aber zu den tiefer gehenden Abbauvorgängen.

268. Alle Stoffwechselprozesse mit dem Charakter der Zersetzung werden als Abbauprozesse (Katabolismus, Dissimilation) bezeichnet. Sie sind schon in Kürze im 33. Kapitel charakterisiert worden. Die Abbauvorgänge liefern direkt oder indirekt Energie für die Arbeit der Organismen, sie bedingen ferner ihre Eigenwärme, wo eine solche sich geltend macht. Beispiele solcher pflanzlicher Arbeit sind die Überwindung der Widerstände, welchen die Organe bei ihrem Wachstum durch die Erde begegnen, die Bewegungen vieler Pflanzenteile, ferner die Strömungen des Cytoplasma, Stoffwanderungen sowie die ganze äussere Entwickelung und innere Ausgestaltung der Organe usw.

Das Charakteristische der Abbauprozesse ist nun, dass sie Energie liefernde (wärmeentwickelnde) Vorgänge sind; sie haben im Leben des Tieres oder der Pflanze eine ähnliche Bedeutung wie die Oxydation des Heizungsmaterials unter dem Dampfkessel einer Kraftmaschine. Deshalb wurden die Abbauvorgänge — und es dreht sich hier besonders um die tiefer gehenden Spaltungen und Oxydationen — öfters als „Betriebsstoffwechsel“ bezeichnet; es spielen sich ja Abbauvorgänge ununterbrochen ab, so lange überhaupt Lebenstätigkeit vorhanden ist. Es liegt nahe, vorzugsweise an die Oxydationsvorgänge, welche mit der Atmung verknüpft sind, als Hauptquelle der Energie zu denken, welche die physiologischen Arbeiten in der Pflanze ausführt. Dabei ist aber nicht ausser acht zu lassen, dass anaërobe Organismen sich durch Abbau ohne Mitwirkung von freiem Sauer-

stoff die nötige Energie verschaffen, und hier ist der unmittelbare Vergleich mit der Verbrennung unter dem Dampfkessel unstatthaft.

Selbst für aërobe Organismen aber ist dieses altherkömmliche Bild von recht zweifelhaftem Wert. Denn der Abbau erreicht durchaus nicht immer den höchsten Nutzwert, wenn die Oxydation vollständig ist. Wenn z. B. Zucker direkt zu Kohlensäure und Wasser oxydiert wird, so wird dabei die gleiche Wärmemenge frei, wie wenn der Zucker zuerst etwa zu Apfelsäure oxydiert und diese Säure dann später zu Kohlensäure und Wasser weiter oxydiert würde. Für die Pflanze aber kann diese letztere Form einer abgestuften Oxydation weit nützlicher sein als die erstere: die osmotische Wirkung der Apfelsäure kann eine gesteigerte Turgescenz bedingen, welche den Zellen beim Wachsen, bei Bewegungen u. a. in höherem Grade von Nutzen sein kann; eine solche Nutzwirkung kann aber bei der direkten Oxydation nicht eintreten, da die Kohlensäure nicht zurückgehalten werden kann, sondern bald entweicht.

Die Nutzwirkung der Abbauvorgänge ist sehr verschieden bei den verschiedenen Arten und besonders auch in verschiedenen Entwickelungsstadien (vergl. z. B. die Verhältnisse während der Reifung und der Keimung der Samen); in vielen Fällen, wie z. B. bei der starken Atmung der Lichtpflanzen (§ 216), ferner bei den oft ausserordentlich lebhaften Umsetzungen bei Gärungen (Kap. 38) handelt es sich unzweifelhaft um einen „Luxusverbrauch", während dahingegen Schattenpflanzen sowie Xerophyten mit grosser Sparsamkeit haushalten (§ 216). Die Lebhaftigkeit der Abbauvorgänge steigt gewöhnlich, wenn die Arbeiten der Pflanze, z. B. das Wachstum, aus irgend einer Ursache zunehmen. Es sind aber viele Fälle bekannt, wo der Abbau vergrössert und die Arbeit verringert wird, z. B. wenn die Pflanzen einer Temperatur ausgesetzt werden, welche höher liegt als die für Wachstum und Assimilation günstigen Grade; desgleichen auch in gewissen Zuständen der Äther- oder Chloroform-Betäubung. Aus all diesen Erfahrungen geht hervor, dass etwaige, die Abbauvorgänge betreffende, thermochemische Betrachtungen für sich allein sehr geringen Wert haben für das nähere Verständnis der Bedeutung des Stoffwechsels bei den Arbeitsleistungen der Pflanze; es handelt sich hier allerdings um sehr complicierte Verhältnisse.

Der Stoffverlust sowie die Entwertung der Stoffe durch den stetigen Abbau müssen Ersatz finden, soll das Leben aufrecht erhalten werden. Dieser Ersatz wird durch die aufbauende Tätigkeit im Stoffwechsel geschaffen, welche auch als Anabolismus oder — weniger glücklich — als „Assimilation im weiteren Sinne" bezeichnet wird. Die betreffenden Vorgänge können in chemischer Beziehung meistens als Reduktionen oder Kondensationen aufgefasst werden; aus einfachen Körpern werden höher zusammengesetzte, dichtere Verbindungen gebildet. Die Assimilation rein anorganischer Nährstoffe seitens der grünen Pflanzen (Kap. 34—35) bildet die auffallendste Reihe physiologisch aufbauender Stoffwechseltätigkeit, welche überhaupt bekannt ist; sie kann folgendermassen zusammengefasst werden:

Die typischen grünen Pflanzen brauchen, ausser Wasser, 8 Körper im chemischen Sinne, nämlich 4 Säuren: Kohlensäure, Salpetersäure (oder eine andere Stickstoffquelle), Schwefelsäure und Phosphorsäure, und 4 Basen: Kali, Kalk, Magnesia und Eisenoxyd. Mit den angeführten Körpern können sich diese Pflanzen normal entwickeln, wenn das unter anderem für die Kohlensäureassimilation notwendige Licht nicht fehlt, wenn im übrigen geeignete Temperatur und freier Sauerstoff vorhanden und die allgemeinen Lebensbedingungen physikalischer Natur realisiert sind.

Auch bei der Assimilation organischer Nährstoffe, deren Aufnahme, wie eben angeführt, meistens durch Verdauungsvorgänge vorbereitet wird, spielen aufbauende Tätigkeiten, besonders Kondensationen, die Hauptrolle, und dies gilt sowohl für Tiere als für Pflanzen. Nicht nur bei der Assimilation der von aussen aufgenommenen Nährstoffe handelt es sich um aufbauende Tätigkeit; sie äussert sich auch bei den Stoffwanderungen der Pflanzen und wird ganz besonders deutlich bei der Ablagerung von Vorratsstoffen in reifenden Samen, Knollen, Zwiebeln, Knospen usw.

Vorratsstoffe. Jede Pflanze — so wie jedes Tier — führt in ihren Geweben einen grösseren oder kleineren Vorrat von Eiweisskörpern, Fett, Kohlehydraten usw., aus welchem der direkte Verbrauch gedeckt wird, so dass der Organismus nicht ganz unmittelbar von der Assimilation der von aussen kommenden Nahrung abhängig ist, sondern ohne Schaden längere oder kürzere Zeit Nahrungszufuhr entbehren kann. So kann auch jede Zelle kürzere oder längere Zeit „Hunger“ vertragen. Dieser für den laufenden Verbrauch bestimmte Vorrat mag als Reservenahrung (Reservestoffe) bezeichnet werden.

Unter allen geographischen Breiten machen die Pflanzen mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Ruheperioden durch, welche im 11. Abschnitt näher behandelt werden sollen. Wenn nach einer solchen Periode das Wachstum wieder aufgenommen wird, tritt gewöhnlich eine sehr schnelle Entfaltung vegetativer oder — in vielen Fällen — zuerst blühender Triebe ein; sie wird nur dadurch ermöglicht, dass den betreffenden Pflanzen grosse aufgespeicherte Vorräte zur Verfügung stehen. Mit Hilfe dieser Vorräte geschieht die Entfaltung der Triebe, bis in den jungen grünen Pflanzenteilen die Assimilation ihren Anfang nehmen kann. Solche, für den intensiven Verbrauch bei der Entwickelung nach einer Ruheperiode bestimmte, relativ grosse Vorräte könnten wir zur Unterscheidung von der Reservenahrung als Speichernahrung bezeichnen; am häufigsten dienen ja auch besondere Speichergewebe in den Samen, Knollen usw. als Behälter für die Speichernahrung, deren Bestandteile meistens stark kondensierte, unlösliche Körper sind (Stärke, Krystalloïde usw.). Es finden sich immer in der Speichernahrung Eiweissstoffe, Fette und Kohlenhydrate, übrigens in sehr verschiedenen Mengenverhältnissen je nach der Pflanzenart; Fette und Kohlehydrate können einander teilweise ersetzen. Unter den Aschenbestandteilen treten hier besonders Kali und Phosphorsäure hervor, offenbar eine Anpassung an das relativ geringe Vorkommen dieser beiden Stoffe

im Boden. Alle Körper der Speichernahrung sind durchgehends in möglichst unwirksamem Zustand abgelagert.

In vielen Fällen sind die betreffenden Speicherorgane mehr oder weniger trocken (die meisten Samen, Sklerotien, z. T. Winterknospen u. a.); nicht selten aber sind sie im Gegenteil sehr saftig (viele Zwiebeln, Rhizome, Speicherwurzeln). In diesen Fällen kann der Wasserinhalt grosse Bedeutung als Vorrat für das Wiedereinsetzen des Wachstums gewinnen. Das Wasser tritt also hier selbst als Speicherstoff auf.

Reifungsvorgänge. Das Resultat der Stoffwechselvorgänge beim Reifen der Speicherorgane steht in diametralem Gegensatz zur Verdauung. Die Reifungsvorgänge geschehen in principiell gleicher Weise bei allen Speicherorganen, nur in unwesentlichen Einzelnheiten zeigen sich Unterschiede. Während der Entwickelung eines Speicherorgans werden ihm von der Mutterpflanze bedeutende Mengen gelöster Stoffe zugeführt. Die stickstofffreien unter diesen sind vorzugsweise Zuckerarten. Bei ihrer Ankunft werden sie zu Stärke oder anderen Polysacchariden oder aber, je nach Art der Pflanze, zu Fetten verarbeitet.

Als Beispiel geben wir folgende Übersicht über die Stoffumbildung ganz junger grüner Erbsen, welche frisch aus den Schoten genommen (um die Stoffzufuhr zu unterbrechen) in einem dunkeln, feuchten Raum aufgestellt wurden (Johannsen). Die Tabelle gibt an, wie viel Zucker — hier wesentlich Disaccharide — und Amidokörper in den Samen sofort bezw. nach 2 und 4 Tagen gefunden wurden. Die Angaben sind in Procenten der Trockensubstanz der frisch gepflückten Samen ausgedrückt. Ferner gibt die Tabelle eine Übersicht über den Verbleib des verbrauchten Zuckers. Ein Teil des Zuckers wird zur Bildung von Stärke und anderen Vorratsstoffen benutzt.

Behandlung der aus den Schoten gepflückten Samen	Inhalt an Amidokörpern u. dergl.	Inhalt an Zucker	Verbrauch von Zucker	Von verbrauchtem Zucker wurde benutzt zur	
				Atmung	Bildung von Vorratsstoffen
Sofort untersucht . . .	3,1	16,8	—	—	—
Nach 2tägigem Stehen .	2,6	9,3	7,5	3,3	4,2
Nach 4tägigem Stehen .	2,2	5,4	11,4	5,7	5,7

Ein nicht geringer Teil wird veratmet; er wurde hier aus der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge berechnet. Über den Ersatz des Atmungsverlustes reifender Samen und Früchte siehe S. 310. Die verschwundene Menge der Amidokörper wird wesentlich zur Eiweissbildung benutzt.

Die stickstoffhaltigen Körper verhalten sich während der Reifung ganz entsprechend; es werden den Organen besonders Amidokörper zugeführt, und diese werden unter Zutritt von Kohlehydraten und Schwefelverbindungen zu Eiweisskörpern verarbeitet, welche als Speichernahrung abgelagert werden.

Der Gehalt an Wasser nimmt bei reifenden Samen mit dem Vorschreiten der Reifung allmählich ab. Schliesslich geht die Eintrocknung der Samen meistens so weit, dass der Stoffwechsel gänzlich oder fast gänzlich stillsteht. Bei den Knollen, Zwiebeln und anderen unterirdischen Speicher-

organen tritt ein derartiges Eintrocknen nicht ein; dass Wasser selbst als Vorrat fungieren kann, wurde bereits oben erwähnt.

Bei der Reife werden also die zugeführten gelösten Stoffe gänzlich oder teilweise zu Körpern umgebildet, welche unlöslich (Fett, Stärke, gewisse andere Polysaccharide, viele Eiweissstoffe u. a.) oder jedenfalls weiter kondensiert sind (z. B. Rohrzucker bei der Rübe und in vielen Zwiebeln). Das schliessliche Produkt der Reifungsvorgänge, die Speichernahrung, ist dann einstweilen dem direkten Umsatz entzogen; die Speichernahrung ist in der Gestalt unwirksamer Körper abgelagert, welche erst durch die Verdauung im Anfange der kommenden Vegetationsperiode wirksam gemacht werden sollen. Die für die Reifungsvorgänge charakteristische Stoffwechseltätigkeit stellt demnach unwirksam machende (passivierende) Umsetzungen dar, welche wesentlich Kondensationen sind. Zugleich aber findet eine sehr lebhafte Atmung mit daran geknüpfter Abbautätigkeit statt (vergl. die Tabelle S. 286, Mohnfrüchte, sowie die umstehende Tabelle), welche offenbar notwendig ist, um den bedeutenden Energieaufwand zu decken, der für die schon erwähnten Kondensationen und anderen aufbauenden Tätigkeiten in den reifenden Organen erforderlich ist.

Die Reifungsvorgänge saftiger Früchte (Obst und Beeren) dürfen nicht mit der Reifung der Samen und anderer Speicherorgane verglichen werden; wir dürfen nicht vergessen, dass das Fleisch des Obstes kein Speicherorgan ist, sondern ganz anderen Aufgaben dient. Die Samen eines in Entwickelung begriffenen Apfels haben selbstverständlich den für die Reifung der Speicherorgane charakteristischen Stoffwechsel, das saftige Fleisch verhält sich aber in vielen Beziehungen ganz anders. Hier wird eben die Stoffumbildung mit dem Auftreten von reichlichen Mengen von Zucker und anderen gelösten Körpern abgeschlossen, und diese löslichen Stoffe sind das Resultat einer inneren Verdauung der in den jungen Früchten einstweilen abgelagerten Stärke usw. Beim Reifen des Obstes handelt es sich übrigens um recht verwickelte Vorgänge. Über die Säuren vergl. S. 297.

Die aufbauenden Tätigkeiten im Stoffwechsel sind endothermische Vorgänge d. h. sie binden Energie (Wärme) und verlangen deshalb Energiezufuhr, um sich abspielen zu können. Bei grünen Pflanzen kommt die nötige Energie direkt von aussen durch die Arbeitsleistung der Sonnenstrahlen bei der Kohlensäure-Assimilation (vergl. S. 305). Beim Abbau der Produkte dieser Assimilation wird also die von der Sonne empfangene Energiemenge wieder frei oder sie wird in der Pflanze ausgenutzt.

Hat die Beleuchtung nur hinlängliche Intensität und Dauer, so werden die aufbauenden Tätigkeiten, die Assimilationen, bei weitem die Abbauvorgänge überwiegen: es wird organischer Stoff produciert. Wo Chlorophyll oder ein entsprechender Farbstoff fehlt, kann dieser Fall nicht eintreten; denn nur — oder doch im wesentlichen nur — in den Abbauvorgängen hat der chlorophyllfreie Organismus seine Energiequelle, und da neben der aufbauenden Tätigkeit auch noch viele andere Arbeiten geleistet werden sollen, so müssen hier notwendigerweise die Abbauvorgänge überwiegen. Da nun im grossen ganzen (Ausnahmen S. 299 und S. 322) nur organische Stoffe zum Abbau im Stoffwechsel geeignet sind, so folgt, dass Tiere und nicht-grüne Pflanzen organischen Stoff verbrauchen.

Dasselbe gilt selbstverständlich auch für die nicht-grünen Teile chlorophyllführender Pflanzen.

Äussere Umstände haben aber oft recht verschiedene Wirkung auf die beiden Hauptseiten des Stoffwechsels: Abbau und Aufbau. Die Abbauvorgänge werden mit steigender Temperatur lebhafter und lebhafter, bis eine tödliche Temperatur erreicht wird (S. 287); die Steigerung der Aufbauprozesse dagegen hält mit der steigenden Temperatur nicht gleichen Schritt, sondern nimmt allmählich ab, ja diese Vorgänge können bei höheren Temperaturen wieder schwächer werden, während die Lebhaftigkeit der Abbauvorgänge noch steigt. So wird bei höherer Temperatur die Atmung die Kohlensäure-Assimilation überwiegen (S. 308), besonders in der lichtärmeren Jahreszeit. Bei Abkühlung bis zu 0^0 werden die aufbauenden Tätigkeiten meist weiter eingeschränkt als die Abbauvorgänge; der ganze Stoffwechselzustand im Pflanzenkörper ist demnach bei verschiedenen Temperaturen verschieden. Da alle diese Vorgänge mehr oder weniger fest mit einander verkettet sind und sich gegenseitig bedingen, ist es nicht leicht, die einzelnen Stoffwechseltätigkeiten isoliert zu studieren. In dieser Beziehung hat es ein nicht geringes Interesse, dass anästhetische Mittel (Äther, Chloroform), in passender Dosis gegeben, die aufbauenden Tätigkeiten gänzlich oder fast gänzlich zum Stillstand bringen, wie das schon Claude Bernard nachgewiesen hat, während die Lebhaftigkeit der Abbauvorgänge in sehr geringem Grade dadurch afficiert, meistens sogar etwas beschleunigt wird. Durch Anwendung dieser Mittel können wir also mehr oder weniger tiefgehende Störungen im ganzen Verlauf des Stoffwechsels hervorrufen; insofern ist uns damit ein Mittel an die Hand gegeben, die einzelnen Seiten des Stoffwechsels näher zu studieren. Während die aufbauenden Tätigkeiten eine Unterbrechung erleiden dürfen, müssen Abbauvorgänge ununterbrochen sich abspielen, um das Lebensgetriebe im Gange zu halten: ohne Abbau keine Lebenstätigkeit.

Das genaue Studium der einzelnen Stoffwechseltätigkeiten, wie z. B. Kohlensäureassimilation, Atmung, Hydrolyse der Kohlehydrate usw., in ihrer Abhängigkeit von äusseren Faktoren wie Temperatur, Beleuchtungsstärke, Feuchtigkeitsverhältnissen, Partiärspannung der betreffenden Gase usw. ist ausserordentlich schwierig, da die genannten Faktoren gleichzeitig die verschiedenen Vorgänge afficieren. Dabei hat es sich gezeigt, dass kurzdauernde Versuche ganz andere Resultate geben können, als länger dauernde Versuche, namentlich wenn mit extremen (d. h. nahe bei einer schädlichen Grenze liegenden) Graden der betreffenden Faktoren gearbeitet wird. Für ein theoretisches Verständnis der Einzelvorgänge haben die Resultate kürzester Versuchszeiten das grösste Interesse; für das Verständnis des Gesamtlebens der Pflanze, deren Regulierungen usw., sind dagegen die Resultate länger dauernder Expositionszeiten ausschlaggebend.

269. Die chemischen Resultate des Stoffwechsels. Bei den typischen grünen Pflanzen erhält der Stoffwechsel als Ganzes betrachtet den Charakter einer aufbauenden Tätigkeit, während das Resultat des Stoffwechsels der nicht-chlorophyllführenden Wesen sich nur als Abbau zeigen muss: das Pflanzenreich bildet bekanntlich diejenigen Stoffe, welche den Tieren (und nicht-grünen Pflanzen) als Nahrung dienen. Zum Verständnis des „Kreislaufes des Stoffes in der Natur“ kann dieses summarische Resultat vielleicht

hinreichend sein; zum Verständnis der Lebenstätigkeit der Organismen selbst aber ist es von grösster Wichtigkeit, stets im Auge zu behalten, dass sich in jeder lebenstätigen Zelle normalerweise sowohl Aufbau als Abbau abspielt. Insofern existiert kein principieller Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen; diese letzteren können allerdings meistens viel einfachere Körper bei ihrem stofflichen Aufbau ausnutzen als die Tiere. Doch kennt man unter den Mikroorganismen Arten, welche in dieser Beziehung ebenso grosse Forderungen stellen als die Tiere, vergl. die Übersicht S. 353.

Die Produkte der aufbauenden und abbauenden Tätigkeiten können recht augenfällig sein; z. B. die Stärkebildung in den Blättern nach Kohlensäureassimilation oder nach Zufuhr von Zucker usw., ferner Asparaginbildung bei vielen keimenden Samen u. dergl., Bildung von Kohlensäure und Wasser bei der Atmung u. s. f. Den Verlauf der betreffenden Vorgänge klarzulegen dürfte aber sehr schwierig sein; die Anwendung von Reaktionsmitteln, wie wir sie in chemischen Laboratorien, etwa bei organischer Synthese, verwenden, sind ja hier ganz ausgeschlossen. Und es ist durchaus nicht immer leicht zu entscheiden, ob ein in der Pflanze auftretender Körper durch Aufbau oder durch Abbau entstanden ist.

So können Asparagin und andere Amidokörper unzweifelhaft sowohl beim Abbau der Eiweisskörper als bei der Assimilation anorganischer Stickstoffverbindungen gebildet werden, und Zucker oder wenigstens Disaccharide können faktisch sowohl durch Aufbau (Kondensation) aus Monosacchariden als durch Abbau (Hydrolyse) verschiedener Polysaccharide entstehen, ohne dass man in jedem einzelnen Falle imstande sein wird, das „wie" zu entscheiden. Selbst so hoch zusammengesetzte Körper wie Stärke, Cellulose u. dergl. können wir uns sehr wohl durch Abspaltung von noch höher zusammengesetzten Molekülen im Protoplasma entstanden denken. Das gleiche könnte für Eiweisskörper gelten. Es ist demnach wohl möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, dass die aufbauende Tätigkeit durchgehends so weit geführt wird, dass sie mit einer Vermehrung der Masse des lebenden Protoplasma endet, und dass das Plasma sich wieder abbaut unter temporärer Bildung von Zwischenprodukten, welche man von vornherein wohl eher als direkte Produkte einer aufbauenden Tätigkeit ansehen würde. Auch in bezug auf derartige Betrachtungen stimmt der Stoffwechsel der Tiere mit demjenigen der Pflanzen völlig überein.

Existieren also in principieller Beziehung grosse Übereinstimmungen im Stoffwechsel der verschiedenen Organismen, so sind doch viele besondere Vorgänge und spezielle Produkte für gewisse Arten resp. Familien oder Klassen charakteristisch. Wir wissen ganz und gar nicht, was den besonderen chemischen Eigenschaften der einzelnen Arten oder Varietäten zugrunde liegt; dass z. B. die Compositen gerade Inulin bilden, die Rübe in grossen Mengen Rohrzucker, andere Pflanzenarten dagegen Stärke in ihren vegetativen Speicherorganen ablagern, oder dass viele Samen besondere Fettarten bilden, während andere vorzugsweise Stärke speichern, dass ferner gewisse Familien reich an Alkaloïden, andere reich an ätherischen Ölen sind usw. (vergl. Kap. 19). In der systematischen Botanik werden für die niedrigsten Formen (wie z. B. Bakterien, Hefepilze, Algen und Algenpilze) in ausgedehntem Masse schon jetzt physiologisch-chemische Charaktere zur Diagnose verwertet, z. B. Vorkommen oder Fehlen von Chlorophyll oder deren begleitenden Farbstoffen, Produktion gewisser eigentümlicher Stoffe, die Fähigkeit Gärungen hervorzurufen usw. Für die höheren Pflanzen spielen bis jetzt wesentlich nur morphologische Kennzeichen (innere oder äussere Eigentümlichkeiten im Bau) eine nennenswerte Rolle, wobei jedoch die Farbenverhältnisse häufig in Betracht gezogen werden, obwohl diese nicht immer besonders zuverlässig sind. Es kann aber nicht bezweifelt werden, dass die

morphologischen Eigentümlichkeiten eng an stoffliche Eigentümlichkeiten geknüpft sind oder jedenfalls von solchen begleitet werden. Eine der interessantesten, aber auch schwierigsten Aufgaben für die botanisch-physiologische Chemie wäre die Erforschung auch der feineren Nuancen in den Abweichungen der Arten, beziehungsweise der Varietäten und anderer Unterformen mit Beziehung auf den chemischen Charakter der allgemeiner vorkommenden Pflanzenstoffe. Es handelt sich hier wohl oft nur um Substitutionen (z. B. bei den Unterschieden der Weinbeerenfarben nach Gautier), Isomerien, Unterschiede im optischen Verhalten (z. B. bei den Eiweissstoffen der Getreidearten nach Kjeldahl) usw. (über Chlorophyll siehe S. 129), welche leicht übersehen werden, deren genaueres Studium aber von wesentlicher Bedeutung für die tiefer gehende Erforschung der Unterschiede und Verwandtschaften der Arten sein könnte.

270. Entwickelung von Wärme, Licht und anderen Energieformen. Als Resultate des Stoffwechsels treten nicht nur chemische Produkte auf, sondern es zeigen sich auch mannigfache physikalische Erscheinungen. Nicht nur wird durch die Abbauprozesse die bei den Arbeitsleistungen der Pflanzen zu verwertende Energie geliefert; in sehr vielen Fällen werden Wärme, Licht oder andere Energien in freier Form von der Pflanze abgegeben. Dass auch diese Erscheinungen durch Abbauprozesse bedingt sind, ist selbstverständlich, wenn wir auch nicht den näheren Zusammenhang kennen.

Wärmeentwickelung. Es ist eine alte Erfahrung, dass man ab und zu bei höheren Pflanzen eine bedeutende Wärmeentwickelung beobachten kann. Besonders sind die Blütenkolben der Aroideen in diesem Zusammenhang bekannt; während des Blühens kann ihre Temperatur 20—25° höher sein als die Temperatur der umgebenden Luft. Auch bei vielen anderen Blütenständen wird eine bedeutende Wärme entwickelt, ebenso in grösseren Einzelblüten wie z. B. Victoria Regia, ferner auch bei keimenden Samen. Wärmeentwickelung lässt sich meistens leicht nachweisen, wenn die lebenstätigen Pflanzenteile gehäuft oder so bewahrt werden, dass der Wärmeverlust durch Strahlung oder durch Wasserverdunstung gering wird. Die Wärmeentwickelung beim Mälzungsprozess (Keimen der Gerste auf den Malztennen) ist demgemäss leicht nachzuweisen; man „wirft" das Malz, um es abzukühlen und zu lüften. Ein Kilogramm keimender Erbsen in einem gedeckten Behälter kann gegen die Umgebung eine Temperatursteigerung von etwa 8—9° zeigen, während eine kleinere Portion, etwa 100 g, nur eine Temperaturerhöhung von etwa 1—2° aufweisen kann, weil die Abkühlung durch Wärmeabgabe an die Umgebung hier natürlicherweise stärker wird als bei grösseren Mengen. Die Ursachen dieser Wärmeentwickelung sind bei den höheren Pflanzen ganz besonders die Oxydationsvorgänge. Es geht dies u. a. aus folgendem Versuch (Eriksson) hervor (vergl. umstehend):

Die untersuchten Pflanzen	Temperatur-Erhöhung bei Zutritt der Luft	Temperatur-Erhöhung in Wasserstoff
Blühende Kolben von Arum maculatum	16,5° C.	0,3° C.
Keimpflanzen von Raphanus sativus	5,7° „	0,2° „
„ „ Cannabis sativa	4,6° „	0,1° „
„ „ Hordeum vulgare	2,1° „	0,2° „
„ „ Ervum Lens	1,6° „	0,2° „

Ein Glasbehälter, 125 ccm gross, wurde mit den betreffenden lebenden Keimpflanzen gefüllt, und zur Kontrolle ein ganz ähnlicher Behälter mit eben getöteten Keimpflanzen beschickt. Die Versuche wurden im Zimmer bei 21 u. 22° C. angestellt. — Bei sehr niedriger Temperatur der Umgebung würden die Abbauprozesse nur schwach sein, und deshalb bleibt bei niederer Temperatur auch die Wärmeproduktion und damit die Temperaturerhöhung nur gering. Es ist leicht einzusehen, daß bei Anhäufung vieler keimenden Samen unter solchen Verhältnissen die Temperatur des Haufens allmählich und zwar stärker und stärker steigen wird. Bei Beschädigungen von Pflanzenorganen wird die erhöhte Atmungstätigkeit (S. 288) von einer bedeutenden Wärmeproduktion begleitet.

Dass bei Abwesenheit von Sauerstoff die Wärmeproduktion bei höheren Pflanzen ganz gering wird, geht aus dem soeben Mitgeteilten hervor. Bei den Hefepilzen, deren lebhafter Stoffwechsel, die Alkoholgärung, sich ohne Mitwirkung von Sauerstoff abspielt, wird auch ganz ohne Sauerstoff eine bedeutende Wärmemenge entwickelt, vorausgesetzt dass den Hefezellen gärungsfähiger Zucker geboten wird. Ist aber kein Zucker zur Stelle, so bleibt die Wärmeproduktion der Hefe im ganzen geringer und ist, ganz wie bei höheren Pflanzen, fast ganz von der Anwesenheit von Sauerstoff abhängig. Auch bei anderen Gärungen wird Wärme entwickelt.

Die Erhitzung, welche so oft eintritt, wenn Heu, Stalldünger oder z. B. rohe Baumwolle u. dergl. in etwas feuchtem Zustande aufgehäuft werden, und welche sogar zur „Selbstentzündung" führen kann, wird wohl in den allermeisten Fällen durch die Gegenwart gewisser Bakterien bedingt. Reine Baumwolle, in feuchtem Zustande gehäuft, erhitzte sich (nach Cohn) nicht, Baumwolleabfall aber mit Staub und Unreinigkeiten, in gleicher Weise behandelt, zeigte schon nach 24 Stunden eine Temperatur bis zu 68° C., welche dann allmählich wieder zurückging. Die starke Wärmeentwickelung in diesem wie in ähnlichen Fällen wird wohl kaum unmittelbar durch die Tätigkeit der betreffenden Bakterien hervorgerufen, sondern dadurch, dass diese besondere Produkte bilden, welche schnell vom Sauerstoff der Luft (mittels Oxydasen?) oxydiert werden (Berthelot). Immerhin sind hier weitere Untersuchungen vonnöten.

Wir können sagen, dass alle lebenstätigen Pflanzenteile Wärme entwickeln; unter den gegebenen natürlichen Verhältnissen muss aber besonders die Transpiration eine gleichzeitige Abkühlung hervorrufen, welche öfters die Wärmeproduktion überwiegen wird. Deshalb sind die Pflanzen an Sommertagen bei trockener Witterung fast immer kälter als die umgebende Luft; und die Wärmeentwickelung wird öfters nur dann wahrnehmbar, wenn die Verdunstung stark gehemmt wird.

Während der Reifung der Samen lässt sich nur eine sehr geringe oder gar keine Wärmeentwickelung beobachten, obwohl die Atmung zum mindesten eben so lebhaft ist als beim Keimungsprozess. Diese Erscheinung beruht (nach Bonnier) darauf, dass die bei der Atmung entwickelte Energie bei den sehr umfassenden Kondensationsvorgängen gebunden wird, während beim Keimen die Wärme, welche bei den hydrolytischen Spaltungen (Verdauung) entwickelt wird, sich zu der bei der Atmung entwickelten Wärme addiert.

Lichtentwickelung bei Pflanzen ist seit dem Altertum bekannt gewesen (und wird mitunter, jedoch zu Unrecht, „Phosphorescenz" genannt). Trotz verschiedener Angaben, dass höhere Pflanzen Licht producieren können, kann behauptet werden, dass Lichtproduktion nur bei Pilzen und Bakterien nachgewiesen ist. So ist ziemlich starkes Leuchten öfters beim Mycelium — nicht beim Fruchtkörper — des Hallimaschs (Agaricus melleus) beobachtet worden, besonders wenn die „Rhizomorpha"-Stränge dieses Schmarotzerpilzes durch Entfernung der Rinde des angegriffenen Baumes entblösst werden. Ferner ist Leuchten bei Agaricus olearius von Süd-Europa und bei einigen tropischen Pilzen nachgewiesen, besonders aber beim Mycelium einer noch nicht sicher bestimmten Pilzart, welche das oft starke Leuchten des morschen Holzes hervorruft. Am stärksten aber leuchten gewisse Bakterien, welche namentlich das Meer bewohnen, und welche bedingen, dass das Fleisch von Fischen und anderen Meerestieren, wenn es in einer für die Entwickelung dieser Bakterien günstigen Weise aufbewahrt wird, sogar stark leuchtend werden kann. Auch das Fleisch von Rindern, Schafen usw. kann (nach Molisch) leicht zum Leuchten gebracht werden, wenn es in eine etwa 3-prozentige Kochsalzlösung derart eingelegt wird, dass ein Teil des Fleisches über die Oberfläche der Lösung herausragt. Alle diese leuchtenden Bakterien werden Leuchtbakterien (Photobakterien) genannt; wir kennen verschiedene Formen, deren Licht, welches gleichmässig und ruhig anhält, jeweils in der Farbe etwas verschieden ist, grünlich, weiss oder bläulich. Diese Bakterien stellen für ihr Leuchten verschiedene Ansprüche an die Nahrung. Nicht in einer jeden, an und für sich für die Entwickelung günstigen Nährflüssigkeit tritt Leuchten ein; es ist also durchaus nicht unlösbar an den Stoffwechsel geknüpft.

Die Photobakterien leuchten meistens nur in neutralen oder alkalisch reagierenden Flüssigkeiten; schon schwach saure Reaktion bringt das Leuchten zum Stillstand. Einige Leuchtbakterien aber können alkalisch reagierende Körper producieren, welche die etwa zugesetzte Säure neutralisieren, und das Leuchten beginnt dann von neuem (Dubois). Die Lichtproduktion ist vom Sauerstoffzutritt abhängig (Beijerinck); wahrscheinlich wird unter passenden Ernährungsverhältnissen ein Stoff in den Zellen gebildet, welcher dann seinerseits mit Sauerstoff in Verbindung tritt und so das Leuchten hervorruft. Das Leuchten ist also darnach wohl nicht als rein vitale Erscheinung aufzufassen.

Die Lichtproduktion ist in allen diesen Fällen auch von der Temperatur abhängig. Bei Agaricus olearius ist das Leuchten nur sehr schwach unterhalb 4°, am stärksten bei 13—20° und es hört auf bei etwa 50°. Die Atmungsintensität folgt anderen Abhängigkeitsgesetzen (S. 286); Atmung und Leuchten sind eben nicht unbedingt miteinander verknüpft. — Das sogenannte Leuchtmoos (Schizostega osmundacea), in Felsengrotten heimisch, ist nicht selbstleuchtend; die eigentümlich gebauten Zellen des Protonemas aber sammeln und reflektieren das Licht, eine Erscheinung, welche — wie beim Auge der Katze — leicht mit aktivem Leuchten verwechselt werden kann, wenn die Umgebung fast (aber nicht ganz) dunkel ist (Noll). Auch das „Irisieren" gewisser Meeresalgen hat mit Leuchten nichts zu tun.

Elektricität. Teils durch die Wasserbewegung, teils und ganz besonders durch die chemisch-physiologischen Vorgänge wird fortlaufend das elektrische Gleichgewicht in der Pflanze gestört; diese Erscheinung ist leicht

zu verstehen, wenn man sich vergegenwärtigt, dass wohl jeder chemische Vorgang von elektrischen Erscheinungen begleitet wird. Es lässt sich daher zwischen den verschiedenen Teilen einer Pflanze eine Potentialdifferenz nachweisen. Bei den Blättern verhält sich der Mittelnerv (und andere Hauptnerven) öfters positiv elektrisch gegenüber den anderen Teilen der Blattspreite. Das zeigt sich, wenn die eine Elektrode einer mit einem Galvanometer verbundenen Leitung auf den Hauptnerv, die andere auf einen anderen Punkt des Blattes gehalten wird; dann geht ein Strom vom Hauptnerven durch das Galvanometer zu dem betreffenden anderen Punkte der Blattspreite (Kunkel u. a.).

Bei jungen Keimpflanzen von Vicia Faba verhielten sich die Kotyledonen positiv dem jungen Stengel gegenüber; in Blüten sind Staubbeutel und Narbe positiv elektrisch gegenüber den Blütenstielen u. s. f. Zu derartigen Versuchen hat man meistens das Lippmann'sche Capillar-Elektrometer sowie die nicht-polarisierbaren Dubois-Reymond'schen Elektroden benutzt. Die Spannung der nachgewiesenen Ströme lag zwischen 0,02—0,1 Volt. Werden die Pflanzen getötet, so hören diese Ströme meistens gänzlich auf, und bei Sauerstoffmangel treten bedeutende Störungen ein; aus all diesen Angaben geht hervor, dass die Lebenstätigkeit hier die Hauptrolle spielt. Wenn bewegliche Pflanzenorgane, z. B. Dionaea- oder Mimosa-Blätter gereizt werden, so wird — ob die Bewegung nun wirklich eintritt oder nicht — eine Schwankung in den lokalen elektrischen Spannungsunterschieden der betreffenden Organe eingeleitet, ganz in Übereinstimmung mit den elektrischen Erscheinungen der tierischen Muskeln und Nerven (Burdon Sanderson).

271. Regulierungen und Anpassungen beim Stoffwechsel. Dass der Stoffwechsel nach chemisch-physikalischen Gesetzen sich abspielen muss, wird heute von niemand bezweifelt. Daraus folgt aber nicht, dass der Stoffwechsel schlechterdings erklärt werden könne als Ausschlag der schon jetzt mehr oder weniger genau erforschten chemisch-physikalischen Gleichgewichts- und Reaktionsgesetze. Denn wir finden im Stoffwechsel — ganz wie in den Wachstums- und Bewegungserscheinungen — so viele Beispiele einer Regulierung, dass die Vorgänge uns oft als gerade gegen die chemisch-physikalischen Gesetze gerichtet erscheinen. Die Schwierigkeiten, all diese Erscheinungen zu verstehen, werden durch unsere mangelhaften Kenntnisse von den in der lebenden Zelle obwaltenden feineren chemischen Verhältnissen sehr erhöht. Diese Verhältnisse sind aber nicht leicht klar zu legen, eben weil die Zellen bei ihrer hohen Empfindlichkeit bei der Untersuchung ausserordentlich leicht absterben. Was wir von der chemischen Zusammensetzung des Protoplasmas wissen, stammt wesentlich von Analysen toten Plasmas. Der Tod bedingt aber (bezw. ist bedingt durch) Veränderungen in den chemischen und physikalischen Zuständen der Zellen; das ist ja oft ganz augenfällig, z. B. die fast momentane Farben- oder Geruchsänderung beim Absterben vieler Blütenblätter und anderer Pflanzenteile.

Solche Änderungen aber stehen in engem Zusammenhang mit den beim Tode veränderten Permeabilitätsverhältnissen des Plasmas (vergl. S. 174) und zeigen wohl am klarsten an, dass die chemische Analyse eigentlich immer mit toten Organen arbeitet — während unsere Aufgabe ja darin besteht, die chemischen Erscheinungen der lebenden Zellen zu erforschen, und zu

untersuchen, inwieweit und in welcher Weise diese Erscheinungen sich den äusseren Verhältnissen anpassen können. Denn selbstverständlich müssen die Pflanzenarten den lokalen klimatischen und Bodenverhältnissen ihrer natürlichen Standorte angepasst sein. Für Beispiele mit Bezug auf den Stoffwechsel kann hier an die Säurebildung der Xerophyten (S. 309) und an die verminderte Atmungstätigkeit der Schattenpflanzen (S. 309) erinnert werden; ebenso gehören hierher die Pneumatophoren der Sumpfpflanzen (S. 291). Weitere Beispiele eines solchen Angepasstseins der Arten werden im 11. Abschnitt erwähnt; an dieser Stelle betrachten wir nur die Fähigkeit des einzelnen gegebenen Individuums, seine Stoffwechseltätigkeit nach den äusseren Verhältnissen zu regulieren, eine Fähigkeit, welche selbstverständlich nur innerhalb gewisser Grenzen liegt. Die ganze Frage nach der Regulierung des Stoffwechsels der Pflanzen hat erst in den letzten Jahrzehnten grössere Beachtung gefunden; wir stehen daher noch im Anfange der einschlägigen Untersuchungen. Eine Reihe von Beispielen wird demgemäss die allgemeinen Fragen am besten beleuchten können.

Regulierung der Atmung. Es wurde S. 309 angegeben, dass Individuen, welche sich im Schatten entwickeln, eine bedeutend schwächere Atmung zeigen können als die Individuen gleicher Art, welche sich im vollen Licht entwickeln; der Nutzen dieses entschieden regulatorischen Verhältnisses wurde dort schon erwähnt. Werden Keimpflanzen in einer Atmosphäre mit abnorm geringem Sauerstoffgehalt (etwa 3—4 %, und bei gewöhnlichem Luftdruck, vergl. S. 288) gebracht, so wird gleich viel mehr Kohlensäure produciert als der jetzt verringerten Sauerstoffaufnahme entspricht; die normale Atmung wird eben zunächst teilweise durch „intramolekulare" Atmung ersetzt (S. 289). Aber im Verlaufe von etwa 24 Stunden werden die Stoffumbildungen dieser Pflanzen herabgestimmt, und jetzt reicht die spärliche Sauerstoffzufuhr hin, um typische, aber eben schwächere Atmung durchzuführen (Stich).

Dass die Atmung durch Kälte verringert und durch Wärme gesteigert wird, ist S. 286 erwähnt. In gewissen Fällen aber beobachtet man dabei eine wenn auch nur sehr unvollkommene Regulierung. Diese tritt am klarsten zutage bei „ruhenden" Organen, bei welchen ja die Verhältnisse nicht durch Wachstumsvorgänge zu compliciert werden. Werden z. B. Kartoffeln, welche bei Zimmertemperatur (16—20°) aufbewahrt wurden, in einen kalten Raum (0—1°) gebracht, so wird in der Folge die Atmung zunächst sehr stark zurückgehen, dann aber allmählich wieder stärker werden. Es wird jedoch bei weitem nicht die Lebhaftigkeit erreicht, welche die Atmung ursprünglich hatte. Werden umgekehrt die Kartoffeln nach kühler Aufbewahrung wärmer gestellt, so wird die Atmungsbeschleunigung gleich gross sein, jedoch bald wieder etwas abnehmen (Müller-Thurgau). In diesen Verhältnissen lässt sich eine schwache Andeutung einer Regulation erblicken, etwa im Sinne der schönen, vollkommenen Regulierung der Atmung und anderer, die Eigenwärme betreffender Vorgänge im Körper warmblütiger Tiere. — An dieser Stelle mögen auch die Untersuchungen von Chudiakow erwähnt werden; es gelang diesem Forscher nachzuweisen, dass das bekannte anaërobe Buttersäure-Bakterium (Bactridium butyricum) durch allmähliche Steigerung der Partiärpressung des zunächst in minimaler Dosis ge-

gebenen Sauerstoffs wirklich an eine recht bedeutende Sauerstoffpressung (10 mm) angepasst werden kann. Die obere Grenze dieser Anpassung ist dabei kaum erreicht.

Regulierungen in der chemischen Zusammensetzung der Zelle. In dieser Beziehung muss man zwischen dem Inhalt der Zelle an unwirksam abgelagerten Vorratsstoffen und an unmittelbar — ohne vorausgehende Verdauung — verwendbaren Stoffen unterscheiden. Diese letzteren Körper machen das in Umsetzung befindliche wirksame Material aus oder stehen diesem offenbar am nächsten. Hierher gehören wohl in erster Linie Zuckerarten wie die Monosaccharide. Es hat sich nun gezeigt, dass in den Speicherorganen der ruhenden Pflanzenteile, bei welchen die Verhältnisse nicht durch Wachstumstätigkeit compliciert werden — also z. B. in ruhenden, saftreichen Organen wie Zwiebeln, Knollen u. dergl. — kürzere oder längere Zeit hindurch der Inhalt an Zucker u. a. gelösten Stoffen im ganzen unverändert beibehalten wird, wenn sie bei konstanter Temperatur aufbewahrt werden; dagegen nimmt die Menge der aufgespeicherten Vorratsstoffe — z. B. die Stärkemenge in einer Kartoffelknolle — selbstverständlich allmählich und stetig ab. Die sich dabei trotz einer durchaus nicht verschwindend kleinen Abbautätigkeit derartiger Organe zeigende Konstanz im Gehalt an gelösten, wirksamen Körpern ist der Ausdruck einer Regulierung, welche in folgender Weise durchgeführt wird: Konstant geht eine innere Verdauung (Hydrolyse) der Polysaccharide vor sich, wodurch Zucker — bis zu Monosacchariden herab — gebildet wird; dieser Vorgang ist ja für die Unterhaltung der Atmung usw. notwendig. Trotzdem wird dadurch nicht zu viel Zucker angehäuft, denn was durch die Hydrolyse zu viel geliefert werden sollte, wird wieder zu Polysacchariden kondensiert (Müller-Thurgau). Bei gegebener Temperatur tritt allmählich Gleichgewicht ein zwischen diesen verschiedenen Vorgängen: Hydrolyse, Atmung und Kondensation, und damit kommt der erwähnte, zeitweilig ziemlich unveränderte Zuckergehalt zustande. In solchen ruhenden Organen spielt sich selbstverständlich auch ein Abbau (Hydrolyse) der Eiweisskörper ab. Wenn jedoch dabei keine Amidokörper angehäuft werden, so beruht das darauf, dass auch hier Kondensationsvorgänge, wahrscheinlich wohl Wiederbildung von Eiweisskörpern, im Gange sind, welche mit der Hydrolyse in Gleichgewicht stehen. Es wird demnach die Menge der wirksamen, stickstofffreien sowohl als stickstoffhaltigen Körper wesentlich durch ein Ineinanderspielen von Hydrolyse und Kondensation reguliert. Das Gleichgewicht kann nun aber in verschiedener Weise gestört werden. Bei Aufbewahrung in der Kälte, etwa bei 0^0 werden Kartoffeln süss; das beruht darauf, dass die Kondensationen sowie die Atmung ziemlich stark herabgestimmt werden, während die Hydrolyse, welche ja im wesentlichen eine Enzymwirkung ist, in viel geringerem Grade abnimmt. Werden derart süss gewordene Kartoffeln warm gestellt, so ändert sich das Verhältnis: die angehäufte Zuckermenge schwindet wieder; sie wird teilweise zur Stärkebildung oder zu anderen Kondensationen verwendet, teilweise bei der jetzt verstärkten Atmung verbraucht. Eine sehr eingreifende Störung

wird von anästhesierenden Mitteln hervorgerufen. Diese (Äther und Chloroform) heben bei passender Dosis die Kondensationstätigkeit gänzlich oder doch fast gänzlich auf, und darum wächst sowohl die Zuckermenge als die Menge der Amidokörper sehr schnell und stark an. Als Beispiel sei der folgende Versuch (Johannsen) erwähnt:

Zwei Portionen kleinerer Kartoffel wurden im Oktober 48 Stunden in grossen, geschlossenen Glasbehältern stehen gelassen; die eine Portion wurde nicht ätherisiert, die andere wurde einer gewissen Ätherdosis (0,5 ccm pr. Liter Luftraum) ausgesetzt, welche in dem betreffenden Glase zur Verdampfung gebracht wurde. Die Analyse der beiden Proben zeigte pro 1000 Gewichtsteile:

Inhalt von	Ohne Ätherisierung 48 Stunden stehen gelassen	Nach Ätherisierung in 48 Stunden
Zucker	7,2	8,9
Amidokörper u. dergl.	5,2	7,5

Es unterliegt keinem Zweifel, dass derartige Regulationen der Zusammensetzung der Zellen in grossem Masstabe in der Pflanze geschehen, wie sie übrigens auch bei Tieren nachgewiesen sind. Hierher gehört offenbar auch die Bildung „transitorischer" Stärke (S. 384). Bei der Keimung sowie beim Austreiben im Frühling liegen die Verhältnisse sehr verwickelt wegen des intensiven Wachstums und der lebhaften Stoffbewegung, welche diese kritische Übergangsperiode im Leben der Pflanze charakterisieren. Deshalb wäre es ein grosser methodischer Fehler, wesentlich mit keimenden Samen als Untersuchungsobjekt allgemeine Stoffwechselfragen beleuchten zu wollen. Die Beschaffung keimender Samen ist allerdings immer leicht, und wohl aus diesem Grunde haben sie die Rolle als Haupt-Objekte pflanzenphysiologischer Forschung gespielt. Bei der Reifung der Samen, Knollen und Zwiebeln, wenn das eigentliche Wachstum dieser Organe beendigt ist, kann man viel reiner die Stoffwechseltätigkeit studieren. Und wenn hier auch, wie das schon oben hervorgehoben wurde, die Kondensationswirksamkeit dem ganzen Stoffwechsel ihren Charakter aufdrückt, so findet man jederzeit wenigstens die Fähigkeit zur Hydrolyse in den Zellen. Das kann man leicht in der Weise zeigen, dass man Anaesthetica auf reifende Organe einwirken lässt; es tritt dann sofort starke Hydrolyse auf, welche wahrscheinlich nur von der lebhaften Kondensationstätigkeit maskiert wurde. Bei reifenden Samen, welche aus den Hülsen genommen und ätherisiert oder chloroformiert werden, wird der Inhalt an Amidokörpern und meistens auch an Zucker stark vermehrt, während in ebensolchen nicht ätherisierten Samen die Menge an genannten Stoffgruppen stark abnimmt, wie das schon in der Tabelle S. 391 illustriert wurde. Als Beispiel dieser Umkehrung der ganzen Richtung des Stoffwechsels reifender Organe sei folgender Versuch (Johannsen) erwähnt:

In 1000 Gewichtsteilen noch nicht reifer Lupinensamen, aus den Schoten vor dem Versuche ausgenommen, wurde gefunden:

Inhalt an	Gleich zu Anfang des Versuchs	Nach 24 Stunden ohne Chloroform	Nach 24 Stunden Chloroform-Wirkung
Amidokörpern	24	19	38
Zucker	67	53	73

Es ist eben hier durch Chloroform die Regulierung des Stoffwechsels der reifenden Samen ganz gestört. Und dabei brauchen die Samen durchaus nicht abzusterben; je nach Stärke der Dosis und Dauer der Einwirkung können bleibende oder wieder

zurückgehende Störungen hervorgerufen werden, was jedoch hier nicht näher verfolgt werden kann.

Es dürfte somit entschieden sein, dass die Regulierung der chemischen Zusammensetzung der Zellen ein beständiger Vorgang im Körper ist, wie es auch Tierphysiologen (z. B. Hering u. a.) näher ausgeführt haben. Bei Erwähnung der Entleerung der Speicherorgane beim Keimen (Kap. 56) werden weitere hierher gehörige Beispiele erwähnt werden. In wie weit bei den hier in Betracht gezogenen Regulierungen die S. 386 erwähnte — übrigens bei weitem nicht überall erwiesene — Umkehrbarkeit der Enzym-Wirkungen eine Rolle spielt, ist vor der Hand nicht sicher zu entscheiden; sie ist zum mindesten recht zweifelhaft.

Regulierung der Enzymbildungen. Besonders bei Schimmelpilzen und Bakterien hat man nachweisen können (Beijerinck, Katz), dass die Enzyme, welche die betreffenden Organismen ausscheiden, in hohem Grade von der Art der dargebotenen Nahrung bestimmt werden. So wird bei Darreichung von Zucker nicht oder kaum Diastase gebildet, während dieses Enzym produziert wird, wenn es nötig erscheint, z. B. wenn den Organismen Stärke als Nahrung gegeben wird. Jedoch hat die Fähigkeit allerhand Enzyme zu produzieren ihre Grenze, und demgemäss kann z. B. bei den Saccharomyceten die Fähigkeit zur Bildung von Invertase — bezw. der Mangel an dieser Fähigkeit — als Hilfsmittel bei Unterscheidung differenter Arten benutzt werden (E. Chr. Hansen u. a.). — Auch bei den höheren Pflanzen ist die Produktion von Enzymen häufig, z. B. in den Laubblättern derart reguliert, dass diese Produktion zunimmt, wenn die Menge der durch die betreffende Enzymwirkung gebildeten gelösten Körper abnimmt (Brown). Dass derartige Verhältnisse mit der oben erwähnten Regulierung des chemischen Zustandes in der Zelle zusammenhängt, ist evident. Hierher gehören auch die Regulierungen bei den Gärungsvorgängen u. dergl. Es ist (von Wehmer, Grimbert u. a.) nachgewiesen, dass z. B. bei säurebildenden Mikroorganismen wie Buttersäure-Bakterien (S. 357) und Oxalsäure bildenden Pilzen die Säurebildung in hohem Grade herabgestimmt wird, wenn der Nährflüssigkeit durch Säure-Zusatz eine schwach saure Reaktion gegeben wird; dann können sogar vorzugsweise Alkohole gebildet werden. Der Stoffwechsel wird hier, wie eigentlich überall, bis zu einem gewissen Grade gegen die chemischen und physikalischen Verhältnisse der Umgebung wirken. Wir haben in diesem Verhalten eine Erscheinung vor uns, welche mit der „Massenwirkung" der Chemie, speziell mit dem sogenannten Le Chatellierschen Prinzip, verwandt ist; es herrschen aber im Organismus nicht einfach die chemischen Gleichgewichtsverhältnisse, sondern die Organismen besitzen die Fähigkeit aktiver Regulierungen, deren Studium von höchstem Interesse ist.

Regulierung der osmotischen Fähigkeit der Zelle wurde schon S. 179 erwähnt. Über das Verhalten bei gehindertem Wachstum siehe S. 407. Die Regulierung kann hier etwas näher beleuchtet werden in Anschluss an die obigen Betrachtungen. Als Beispiel geben wir eine Versuchsreihe mit Spirogyrazellen (nach van Rysselberghe); übrigens verhalten sich andere untersuchte Pflanzenorgane ganz entsprechend, so z. B. Epidermis von Tradescantia, Blätter von Elodea u. a. Als Kulturmedium wurde Salpeterlösung benutzt; die Concentrationen derselben sind durch die osmotische Leistungsfähigkeit der betreffenden Flüssigkeit ausgedrückt (vergl. S. 180), um sie direkt mit der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle vergleichen zu können. In der nebenstehenden Tabelle sind nur einen Teil der gefundenen Werte mitgeteilt, diese genügen hier aber völlig, um die sich dabei geltend machende Gesetzmässigkeit zu zeigen. Die

osmotischen Leistungsfähigkeiten sind hier mit Atmosphären-Druck (760 mm) als Einheit angegeben, was die Übersicht sehr erleichtert.

Laufende Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Osmotische Leistungsfähigkeit der Lösung[1]) . .	0,05	0,25	0,5	1	2	4	8	12	15	16
Osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle . . .	7	9	10	11	12	13	14	14,5	15	Plasmolyse
Berechneter Turgor (S. 179)	6,95	8,75	9,5	10	10	9	6	2,5	0	

Aus der untersten Zeile der Tabelle ersehen wir, dass der höchste Turgor bei den mittelstarken osmotischen Einwirkungen (IV u. V) erreicht wird; ferner dass das Vermögen der Anpassung an stärker und stärker werdende Lösungen seine Grenze hat (IX u. X). Besondere Versuche haben übrigens gezeigt, dass die Zellen sich am längsten lebend erhielten in denjenigen Lösungen, in welchen der Turgor am grössten wurde. Über die Mittel, welche den Zellen für die Veränderung ihrer osmotischen Leistungsfähigkeit zur Verfügung stehen, wurde schon S. 179 berichtet.

Ferner geht aus der Tabelle hervor, daß bei verdünnten Kulturflüssigkeiten schon eine, absolut genommen geringe Concentrationsänderung einen bedeutenden Unterschied in bezug auf die osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle bedingt (vgl. II und III, wo der Differenz 0,5—0,25 = **0,25** der Lösung eine Differenz von 10 ÷ 9 = **1** in der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle entspricht). Je concentrierter aber die gegebene Lösung ist, eine umso größere absolute Concentrationsänderung ist erforderlich, um einen Unterschied bei den Zellen hervorzurufen (vergl. VI und VII, wo der Differenz 8 ÷ 4 = **4** der Lösung die Differenz 14 ÷ 13 = **1** bei der Zelle entspricht). Die Reaktion der Zelle, d. h. hier die Erhöhung der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle, ist also der Erhöhung der Concentration der Kulturflüssigkeit nicht einfach proportional, sondern steigt (bezw. fällt) nach einem anderen Maßstabe als diese. Eine nähere Betrachtung der Zahlen zeigt nun, daß folgendes Gesetz — innerhalb gewisser Grenzen — hier Gültigkeit hat: Wenn die osmotische Leistungsfähigkeit der Kulturflüssigkeit nach geometrischer Progression steigt (bezw. fällt), so wird die osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle nach arithmetischer Progression steigen (bezw. fallen).

Dieses Verhalten ist der Ausdruck einer sehr allgemeinen physiologischen Erscheinung und bedarf deshalb einer näheren Betrachtung. Dabei können hier nur die Versuchsnummern II bis VII herangezogen werden; die Grenzen solcher Versuchsreihen bieten immer Unregelmäßigkeiten dar.

[1]) Zum Vergleich mag angeführt werden, dass eine Lösung, deren osmotische Leistungsfähigkeit bei Zimmertemperatur = 1 ist (d. h. einem Druck einer Atmosphäre entspricht), etwa 0,22 % Kalisalpeter enthält.

Nehmen wir Versuch II als Ausgangspunkt, so kann die osmotische Leistungsfähigkeit der betreffenden Flüssigkeit (also 0,25) mit dem Buchstaben **a**, die osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle in dieser Flüssigkeit (also 9) mit dem Buchstaben **c** bezeichnet werden. Die Tabelle erscheint dann in folgender Gestalt

Laufende Nr.	II	III	IV	V	VI	VII
Osmot. Leistungsfähigkeit der Lösung .	a	$a.2^1$	$a.2^2$	$a.2^3$	$a.2^4$	$a.2^5$
Osmot. Leistungsfähigkeit der Zelle . .	c	c + 1	c + 2	c + 3	c + 4	c + 5

und daraus wird das soeben erwähnte Gesetz sofort deutlich; es kann, wie diese Tabelle zeigt, auch folgendermaßen ausgedrückt werden: Die Reaktion ist proportional dem Logarithmus der Einwirkung.

Dieses sogenannte Webersche Gesetz wird wieder in Kap. 43 erwähnt; es ist aber von großer Bedeutung, seine Gültigkeit auch im Bereiche des Stoffwechsels zu erkennen, denn dadurch wird anschaulich, daß unter den Prinzipien, welche der Regulierung der verschiedenen Lebensäußerungen zugrunde liegen, eine fundamentale Übereinstimmung existiert. Wir werden damit zur Frage nach den

272. Reizerscheinungen beim Stoffwechsel geführt. Im vorhergehenden sind viele Beispiele von Regulierungen erwähnt worden, und in späteren Kapiteln werden weitere Beispiele hinzukommen. Wohl bei allen Regulierungen der lebenden Organismen sehen wir Wirkungen, welche wir unter der Bezeichnung Reizwirkungen (Irritation) zusammenfassen. Wir verstehen darunter (nach Pfeffer) auslösende Wirkungen im lebenden Organismus. Was damit gemeint ist, geht aus folgendem hervor. Ein Gewicht, welches an einem Faden hängt, fällt herab, wenn dieser durchschnitten wird, und die Explosion einer Dynamitpatrone kann durch einen ganz schwachen elektrischen Funken hervorgerufen werden. Das Zerschneiden des Fadens oder der schwache Funken rufen wohl die soeben erwähnten Wirkungen hervor, aber nur dadurch, daß die vorhandenen „gebundenen Kräfte" in Wirksamkeit gesetzt werden, hier also, indem die Schwerkraft resp. die im Dynamit gebundene Energiemenge ausgelöst werden.

Auslösung der im Pflanzen- oder Tierkörper gebundenen Energie ist eine sehr wesentliche Seite der Erscheinungen bei den lebenden Organismen, und die Auslösungsvorgänge sind unzweifelhaft häufig sehr complicierter Natur. Als ein leicht verständliches Beispiel einer Reihe aneinander geketteter Auslösungen kann das Abfeuern eines Gewehrs betrachtet werden. Ein leichter Druck auf den Abzieher löst die Kraft des gespannten Hahns aus, der Schlag des Hahns ruft als Auslösung die Explosion der Zündmasse hervor, durch dessen Explosion wieder die Pulverladung zum Explodieren gebracht wird, und die in der Ladung gebundene Energie treibt im Freiwerden die Kugel vorwärts. Lassen wir den Gedanken bis zum Schützen zurückgehen, so finden wir bei ihm eine lange Reihe von Auslösungen seiner Muskelkräfte von dem Momente an, in dem er das Gewehr in die

Hand nimmt, bis zu dem Augenblick, in dem er dasselbe wieder hingestellt hat.

Im 43. Kapitel werden die Reizerscheinungen näher und im allgemeinen behandelt, mit Anführung augenfälliger Beispiele in Beziehung auf die Bewegungserscheinungen; es wird aber aus dem in diesem Kapitel angeführten hervorgehen, daß auch der Stoffwechsel Reizerscheinungen aufweist, ganz davon abgesehen, daß Stoffumbildungen Hand in Hand mit den Bewegungen vor sich gehen, ja sogar als mitwirkende Ursache derselben bezeichnet werden können. Es ist nicht möglich, in jedem angegebenen Falle zu entscheiden, in wie weit eine gegebene Einwirkung von außen hauptsächlich auslösend, also reizend, wirkt oder aber dadurch die Pflanze beeinflußt, daß sie derselben Energie zuführt. Ein Beispiel typisch verschiedener Fälle kann hier als Illustration hingesetzt werden: Bei der Kohlensäure-Assimilation hat das Licht wesentlich Bedeutung als Energiequelle; das Licht arbeitet in der Pflanze und für die Pflanze. Wenn aber schon eine äußerst schwache Belichtung eine im Dunkeln entwickelte Keimpflanze dazu veranlaßt, gegen die Lichtquelle zu wachsen, so wirkt jetzt das Licht nur auslösend, nur als Reiz. Und während die Größe einer Arbeit immer der bei der Arbeit selbst aufgewendeten Energie proportional sein wird, stehen die ausgelösten Wirkungen gewöhnlich nicht in einem bestimmten Verhältnis zur Größe der auslösenden Kraft: ob man beim Gewehr den Hahn mit größerer oder geringerer Kraft drückt, ist ganz gleichgültig — wenn der Druck nur überhaupt genügt, um die Auslösung des Hahns hervorzurufen. Wir werden das später näher ausführen; hier sei nur bemerkt, daß der Mangel an Proportionalität zwischen Energie der ausgelösten Wirksamkeit und Energie der auslösenden Ursache oft den Reizerscheinungen etwas überraschendes, rätselhaftes geben kann.

Als Beispiele von Reizerscheinungen beim Stoffwechsel kann hier an folgende schon früher erwähnten Fälle erinnert werden: die nach Verwundung stark vergrößerte Atmungstätigkeit (S. 288), die Ausscheidung von Enzymen und Säuren bei insektenfangenden Pflanzen (S. 338) sowie die im vorhergehenden Paragraphen erwähnten Regulierungserscheinungen, welche ja deutlich mit Reizerscheinungen in Zusammenhang stehen.

Die Reizerscheinungen können nicht nur durch das Eingreifen äußerer Verhältnisse veranlaßt werden; auch Zustände in der Pflanze selbst, z. B. der Grad der Entwickelung können die unmittelbare Ursache von Auslösungen sein; man spricht alsdann von inneren Reizen oder Reiz aus inneren Ursachen. Hierher gehören auch Korrelationen (d. h. Gegenseitigkeitsverhältnisse) zwischen den verschiedenen Organen in bezug auf den ganzen Verlauf des Stoffwechsels. Als Beispiele kann angeführt werden, daß bei einer Pflanze, deren Blätter teilweise entfernt sind, die vorhandenen Blätter lebhafter als vorher Kohlensäure assimilieren (S. 304) bezw. Wasser verdampfen (S. 367) werden, wodurch jedenfalls teilweise ein Ersatz des Verlustes erreicht wird. Namentlich aber beim Wachstum treten Korrelationen deutlich hervor.

Siebenter Abschnitt.

Wachstum und Bewegung.

Kap. 42. Wachstum und Gewebespannung.

273. Über Wachstum im allgemeinen. Es könnte von vornherein natürlich erscheinen, jede Volumvergrösserung als „Wachstum" zu bezeichnen. Indessen sind die Volumvergrösserungen, die wir bei den Pflanzen beobachten, sehr verschiedener Natur. Legt man einen trockenen Pflanzenteil in Wasser, so wird sein Volumen bald durch Quellung vergrössert (S. 171); ein durch starke Transpiration welk gewordenes Blatt, dessen Zellen in den Abendstunden ihren Turgor wieder gewinnen, vergrössert damit ebenfalls sein Volumen. Solche Volumenvergrösserungen, welche die unmittelbaren Folgen der Wasseraufnahme sind, und wieder zurückgehen, wenn das aufgenommene Wasser in irgend einer Weise wieder entfernt wird, dürfen wir jedoch nicht als „Wachstum" im pflanzenphysiologischem Sinne auffassen; nur die bleibenden, durch die Lebenstätigkeit der Pflanze hervorgebrachten Volumvergrösserungen bezeichnen wir als Wachstum. Das Wachstum wird sehr oft von Organisationsveränderungen, besonders einer Entwickelung begleitet, indem mit der zunehmenden Vergrösserung des Pflanzengliedes mehr und mehr eine Arbeitsteilung hervortritt. Dass ein grösserer Körper bessere Möglichkeiten für eine vollendetere, weiter durchgeführte Arbeitsteilung bietet, ist einleuchtend (vergl. S. 10).

Betrachtet man die Pflanze als Ganzes, so geschieht alles Wachstum in der Weise, daß neue Teile zwischen ältere eingelagert werden (als ein grobes Beispiel hierfür mag an das Dickenwachsen der Bäume durch die Tätigkeit des Cambium erinnert werden), und jede einzelne Zelle trägt eine Zeitlang das ihrige zu dem Wachstum des Ganzen bei, welches also gewissermaßen „von innen" stattfindet. Kristalle oder Kristallmassen, z. B. Eisbildungen an einer gefrierenden Fensterscheibe, nehmen dagegen in ganz anderer Weise zu, dadurch nämlich, daß neue Teile direkt von außen her aufgelagert werden. Die einzelne Zelle wächst in ganz entsprechender Weise wie die ganze Pflanze von innen heraus; betrachtet man aber die einzelnen Bestandteile der Zelle für sich, so können sich diese verschieden verhalten; während das Protoplasma und seine Organe immer durch Ein-

lagerung (Intussussception) aufgenommener Stoffe wächst, kann im Gegensatz dazu die Zellwand in vielen Fällen durch Auflagerung (Apposition) wachsen, wie auf S. 161 und S. 164 besprochen wurde.

Das Verhältnis des Turgors zum Wachstum. Das Flächenwachstum der Zellwand hat man früher vielfach als eine direkte Folge der Ausdehnung durch den Turgor aufgefaßt. Diese Ansicht ist indessen unhaltbar, und zwar schon aus dem Grunde, daß das Wachstum sofort aufhört, wenn die Pflanze in einen sauerstoffreien Raum gebracht wird, obwohl der Turgor und die Elasticität der Wand dadurch nicht verändert wird (Pfeffer). Die Bedeutung des Turgors ist im wesentlichen eine indirekte. Der Turgor bewirkt auf der einen Seite, daß die wachsende Zelle eine gewisse Festigkeit erlangt und so die erwünschte Gestalt annehmen kann. Ferner ist die Erhöhung des Turgors für wachsende Teile ein wichtiges Mittel, sich mit Kraft einen Weg zu bahnen, wo sich ihnen äußere und innere Hindernisse entgegenstellen: durch den Erdboden, durch Gewebemassen u. s. w. Man hat geglaubt (Sachs, de Vries u. a.), daß eine Einlagerung neuer Wandteilchen zwischen die älteren nur dadurch möglich sein solle, daß der Turgor die Wand etwas ausdehne und so die Teilchen etwas auseinanderrücke, so daß für neue Teile Platz geschaffen werde. Obgleich nun der Turgor sicherlich einen noch nicht richtig beurteilten Faktor für das Wachstum darstellt (z. B. um die Zellwand in inniger Berührung mit dem Plasma zu halten), so ist doch die Auffassung des Turgors als „mechanische Ursache" für das Wachstum unrichtig, denn für das erste besteht kein bestimmtes Verhältnis zwischen den Schwankungen in der Höhe des Turgors und der Lebhaftigkeit des Wachstums, welche letztere meist sogar abnimmt, wenn der Turgor künstlich erhöht wird. Zum zweiten wachsen Pflanzenteile, z. B. Wurzeln, wenn sie in Gips eingegossen werden, weiter, bis sie sich mit der vollen Kraft des Turgors gegen das Hindernis stemmen; also vollzieht sich jedenfalls die letzte Phase des Wachstums ohne oder unter einer ganz verschwindenden Ausdehnung der Wand, welche zu einer gewissen Zeit einem ebenso starken Drucke von außen wie von innen unterliegt (Pfeffer). Zum dritten entstehen während des Flächenwachstums in den Wänden oft Falten oder Kämme, Bildungen, welche unter Überwindung des Turgordrucks in allen den Fällen sich entwickeln, in denen der Zellraum nicht gleichzeitig vergrößert wird (z. B. bei Armpalisaden (S. 310; Fig. 405) usw. (Zimmermann). — Pfeffer neigt dazu, die beim Wachsen der Zellwand wirkende Kraft in der Erscheinung zu suchen, daß Körper, welche aus einer Flüssigkeit in fester Form ausgeschieden werden, dadurch oft einen außerordentlichen Druck ausüben können, z. B. gefrierendes Wasser usw. Diese sogenannte „Ausscheidungsenergie" soll auch mitwirken, wenn Kristalle im Inneren von ziemlich dicken Wänden auftreten, wobei die Cohäsionskraft der kleinsten Teile überwunden wird. Die Wachstumserscheinungen lassen sich vielleicht auf ähnliche Wirksamkeiten zurückführen, welche aber durch das Protoplasma unterhalten und reguliert werden. Wir haben auf S. 161 gesehen, daß das Flächenwachstum sehr oft lokalisiert ist, und in Käp. 43 geben wir Beispiele dafür, daß äußere Bedingungen in mannigfaltiger Weise auf die Richtung des Flächenwachstums der Zellwand einwirken, so daß der Verlauf dieses letzteren also als ziemlich compliciert bezeichnet werden kann. Ganz das gleiche gilt im übrigen auch für das Dickenwachstum.

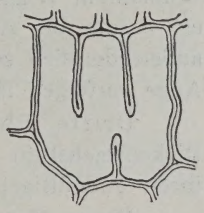


Fig. 405. Armpalisadenzelle aus dem Blatte der Kiefer (*Pinus*). (Haberlandt.)

In bestimmten Fällen werden Wandverdickungen an Stellen angelegt, wo später ein lebhaftes Flächenwachstum eintreten soll. So beobachtet man bei vielen Pollenkörnern kräftige Verdickungen (gummiartige Körper) an den Stellen der Innenseite der Zellwand, wo der Pollenschlauch später sich ausbauchen soll. Bei dem Algengenus Oedogonium wird beim Eintritt der Zellteilung ein Flächenwachstum in

folgender Weise ausgeführt. Am oberen Ende der Zelle bildet sich eine rings um die Zellwand laufende ringförmige Verdickung von ziemlich weicher Beschaffenheit; später reißt die äußere Schicht außerhalb des Ringes, welcher darauf schnell zu einem cylindrischen Stück auswächst, das sich zwischen dem kürzeren oberen und dem längeren unteren Teil der Zellwand einschaltet.

274. Die Wachstumsphasen der Zelle. Eine in Entwickelung begriffene Zelle durchläuft während ihres Wachstums drei verschiedene Phasen: zuerst wird die Zelle gebildet, darnach streckt sie sich, und endlich schließt die Entwicklung mit Verdickung der Zellwand und anderen inneren Ausgestaltungsvorgängen ab. Diese Phasen lassen sich indessen nicht scharf voneinander trennen.

Erste Phase. Bei der Zellbildung werden neue Wände angelegt, welche indessen vorläufig nur langsam wachsen. Die Zellen der Bildungsgewebe, z. B. der Vegetationspunkte, stehen in dieser Phase.

Zweite Phase. Die Zellstreckung, durch welche die Zelle ihre endgültige Form und Größe erhält, geschieht durch Flächenwachstum der Zellwand. Über die gleichzeitigen Veränderungen des Zellinhalts siehe S. 120. Durch die Zellstreckung wird die Größe der Zelle gewöhnlich sehr bedeutend erhöht. Beim Ausschlagen der Knospen ist das dabei beobachtete lebhafte Wachstum im wesentlichen eine Streckung schon vorhandener Zellen; es werden ja die Sproßteile, die Blätter und Blüten, bekanntlich bereits im vorausgehenden Sommer in den Knospen der baumartigen Pflanzen angelegt, und ähnliches gilt für Zwiebeln, viele Rhizome usw. Durchschneidet man beispielsweise eine Hyacinthenzwiebel (Fig. 127, S. 81), so lassen sich der ganze Blütenstand und die einzelnen Blüten mit ihren Teilen erkennen; wenn die Zwiebel austreibt, so beruht das Wachstum wesentlich auf Streckung der bereits angelegten Zellen, während hier jedoch auch eine mäßige Neubildung von Zellen stattfindet. Wenn die Staubfäden bei blühendem Roggen im Laufe von 20—30 Minuten von einer Länge von ca. 3 mm bis zu einer Länge von 10—15 mm auswachsen, so ist dieses außerordentlich schnelle Wachstum, welches sich zum Teil mit dem bloßen Auge verfolgen läßt, durch die Streckung der Staubfadenzellen bedingt.

Dritte Phase. Nach dem Aufhören der Zellstreckung setzt das Dickenwachstum erst recht ein und die Zellwände nehmen nach und nach ihren endgültigen Bau an. Die Zelle ist nun vollkommen ausgewachsen.

Dieser Entwicklungsgang bei der Zelle: Bildung, Streckung und die endgültige Ausgestaltung, tritt typisch überall auf, wo das Wachstum der Zelle begrenzt ist; bei Hyphen, Milchröhren und ähnlichen Bildungen mit langanhaltendem Spitzenwachstum durchläuft jeder neu angelegte Teil der Zelle nach und nach diese Phasen.

275. Gleitendes Wachstum. Im Verlaufe der zweiten Wachstumsphase wachsen einige Zellen lebhafter als andere benachbarte. So werden die durch das Cambium frisch gebildeten Zellen, welche zu Gliedern größerer Gefäße bestimmt sind, einen größeren Querschnitt annehmen als die umgebenden Zellen (Fig 336, S. 269) und viele Prosenchymzellen verlängern sich derart, daß sie sich ineinander verkeilen (Fig. 304 b, S. 239). Auch das Spitzenwachstum der Milchzellen gehört zum

Teil hierher. Nach Krabbe erklärt sich diese Ungleichmäßigkeit der inneren Wachstumserscheinungen durch drei Annahmen: 1. in den Geweben sollen alle Wände zwischen Nachbarzellen schon in seinem sehr frühen Stadium doppelt sein, so daß jede Zelle ihre Wand für sich hat. 2. Die Wandflächen junger Nachbarzellen können sich aneinander vorbei verschieben: sie wären demnach noch nicht fest (oder doch nur durch eine weiche Mittellamelle) miteinander verbunden. Das Gewebe müßte sich also, mechanisch betrachtet, auf dieser Entwicklungsstufe so verhalten, als ob es aus einem Haufen dicht aneinander gepackter loser Bläschen in ungleich schnellem Wachstum bestehe. 3. Die in Frage stehenden kräftig wachsenden Zellen schieben die andern mit Hilfe stärkeren Turgors (welcher jedenfalls für junge Gefäße nachgewiesen ist) zur Seite und gleiten im Wachsen über die Wände der andern hin. Nimmt man nun ein solches gleitendes Wachstum an, so müßten natürlich die Cytoplasmaverbindungen, welche ursprünglich zwischen den Zellen sich fanden, zerreißen. Wo die Zellverschiebung sehr weit geht, wie bei Gefäßen (Quer) und den meisten Prosenchymzellen (Längs), sind auch keine Plasmaverbindungen zu finden, aber die genannten Elemente verlieren ja auch bald alles Protoplasma. Im übrigen steht wohl nichts der Annahme einer späteren Neubildung von Plasmaverbindungen zwischen den noch ganz jungen dünnwandigen Zellen nach dem Aufhören des Gleitens im Wege; man kennt bei Algen Beispiele für solche später gebildeten Plasmaverbindungen. Trotz verschiedener Einwendungen, welchen die Annahme von gleitendem Wachstum begegnet ist, scheint sie doch durchaus notwendig, besonders zur Erklärung des Ineinandergreifens der Zellen, wie es beim Cambium während des sekundären Dickenwachstums an der Grenze zwischen den Zweigen und dem Stamme der Bäume zu finden ist (Jost).

276. Die große Wachstumsperiode. Wachstum der Wurzel und der Sproßachse. Die drei Phasen, welche das Wachstum der einzelnen Zelle auszeichnen, finden wir auch in der Entwickelung eines jeden vielzelligen Pflanzenteiles wieder, und z. B. bei der Tätigkeit des Cambium während des sekundären Dickenwachstums sind deutlich folgende Phasen zu erkennen: die Zellbildung, die Zellstreckung und die endgültige Gestaltung der Zellen. Hat der Pflanzenteil begrenztes Wachstum, wie z. B. Blätter oder die einzelnen Sproßachsenglieder, so läßt sich dieser Entwickelungsgang leicht beobachten; wo indessen das Längenwachstum unbegrenzt ist, wie z. B. bei den meisten Wurzeln, muß jeder kleine Querabschnitt für sich betrachtet werden, wie das leicht mit Hilfe von Tuschmarken geschehen kann (Fig. 42, S. 25). Man findet dann, daß jeder solche Querabschnitt, wenn er über das eigentliche Anlagestadium hinaus ist, zuerst langsam, dann schneller und schneller und endlich wieder mit abnehmender Schnelligkeit wächst, bis die Streckung abgeschlossen ist.

Als Beispiel läßt sich anführen, daß die durch Tuschmarken abgegrenzte, ursprünglich 1 mm lange Partie unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt der Wurzel der Saubohne, Faba vulgaris (in Versuchen von Sachs) in acht aufeinander folgenden Tagen, während welcher die äußeren Bedingungen fortwährend ganz gleich gehalten wurden, folgenden Zuwachs zeigte. Die Zahlen geben Millimeter an.

	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag	8. Tag
Zuwachs pro Tag	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0
Erreichte Länge	2,8	6,5	24,0	40,5	57,5	72,0	79,0	79,0

Die eigentliche Wurzelspitze mit dem Vegetationspunkt zeigt selbstverständlich nur eine Steigerung, nicht aber eine Abnahme im Wachstum, da die Zellteilung ja beständig weitergeht und dadurch fortwährend neue junge Zellen hinzutreten. Wählt man dagegen zum Versuche eine weiter rückwärts gelegene Zone, so zeigt diese nur abnehmenden Zuwachs, da sie schon über das Stadium des stärksten Wachstums hinaus war.

Bei der Streckung selbst, welche, wie leicht zu sehen ist, der zweiten Wachstumsphase der einzelnen Zellen entspricht, macht sich also eine eigentümliche Periodicität geltend. Diese Periodicität, welche nicht direkt von äußeren Bedingungen abhängig, sondern der Ausdruck einer inneren Gesetzmäßigkeit ist, heißt die große Periode des Wachstums. Diese Periode macht sich nicht nur im typischen Längenwachstum der Sproßachsen und Wurzeln, sondern auch bei Organen geltend, welche nach allen Richtungen ungefähr gleichmäßig (z. B. bei vielen jungen Früchten, so bei Äpfeln und dergl.) oder doch vorzugsweise in zwei Richtungen wachsen (z. B. bei Blättern). Immer aber wird die Streckung zuerst langsam, darauf schneller und schneller vor sich gehen, um dann wieder abzunehmen und endlich aufzuhören. Außer dieser regelmäßigen Schwankung in der Wachstumsschnelligkeit treten im Wachstum der Organe, selbst unter constanten Bedingungen schwächere und stoßweise auftretende Veränderungen in der Lebhaftigkeit des Wachstumsvorgangs auf, deren Ursachen ganz unbekannt sind.

Das Längenwachstum der Wurzel haben wir auf S. 24 besprochen. Gewöhnlich ist das Längenwachstum der Wurzel überhaupt nur auf die äußersten 10—15 mm beschränkt. Ausnahmen hiervon bilden viele Luftwurzeln.

Das Längenwachstum der Sproßachse geschieht in bestimmten Fällen (z. B. bei Convolvolus sepium, Linum u. a.) ausschließlich durch Spitzenwachstum, und man kann dann mit Hilfe von Tuschmarken den Wachstumsmodus ganz ähnlich nachweisen wie für die Wurzeln. Doch ist das wachsende Stück sehr viel länger als bei den Wurzeln; das Spitzenwachstum ist also nicht so ausgeprägt wie bei diesen. So sind bei der Sproßachse von Convolvolus sepium die obersten 12 cm am Wachstum beteiligt, und ähnliche, oft noch höhere Zahlen kennen wir von anderen Schlingpflanzen. Kräftigere Sproßachsen, wie die von Dipsacus Fullonum, können auf eine Strecke von 40 cm in Wachstum sein; das Wachstum umfaßt in diesen Fällen mehrere Internodien gleichzeitig. Bei einigen Sproßachsen wird die Streckung an der Spitze früher abgeschlossen als am Grunde (z. B. bei den blütentragenden Stengeln vieler Zwiebelgewächse), und das gleiche gilt ziemlich häufig für die einzelnen Internodien (z. B. ganz auffällig bei den Halmen der Gräser, S. 190). Im ganzen genommen hat das einzelne Internodium meist seine eigene „große Wachstumsperiode“, so daß das Wachstum der Sproßachse als Ganzes recht compliciert ist. Über die Entwicklung des Sprosses vergl. S. 28.

Blätter wachsen erst an der Spitze, später verteilt sich das Wachstum mehr oder weniger gleichmäßig über das ganze Blatt, oder es beschränkt

sich auf den Blattgrund. Durch ihr andauerndes Spitzenwachstum ausgezeichnet jedoch sind die Farnblätter (S. 46). Durch starkes lokales Wachstum können verschiedentliche Ausstülpungen, z. B. die „Sporen" der Kronblätter und ähnliches entstehen (über die Anlage und die Entwickelung des Blattes siehe im übrigen S. 45—56 und S. 192).

277. Die Wachstumsgeschwindigkeit, welche durch die Größe des Zuwachses in der Zeiteinheit (Stunde oder Minute) angegeben wird, ist in hohem Maße von äußeren Verhältnissen abhängig (§ 278). Unter gleichen äußeren Verhältnissen ist die Wachstumsgeschwindigkeit sehr verschieden für verschiedene Arten und verschiedene Teile der Pflanze. Wegen seines schnellen Längenwachstums berühmt ist das Bambusrohr, welches bei lebhaftem Wachstum sich ungefähr um 0,7 Meter im Tage, also bis zu ungefähr 0,5 mm in der Minute verlängern kann. Das in Gärten gezogene Polygonum Sieboldi wächst ebenfalls erstaunlich schnell. Viele Pilze, z. B. Coprinusarten, ebenso wie Phallus (der Gichtschwamm), können über 0,2 mm in der Minute wachsen. Umgekehrt zeichnen sich viele Flechten durch äußerst

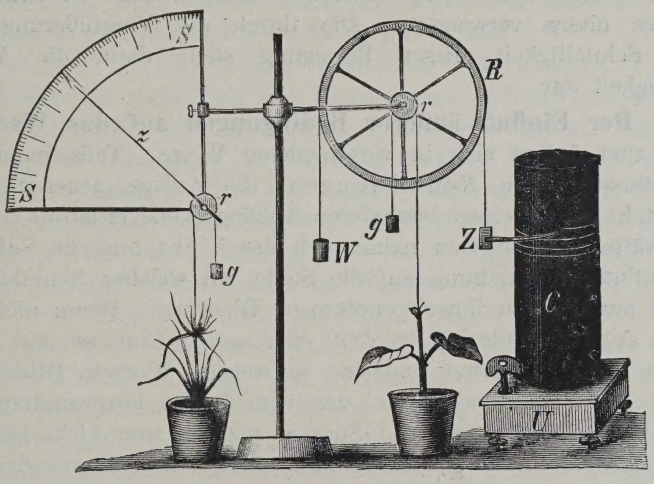


Fig. 406. Links vom Stativ ist ein ganz einfacher Auxanometer („Zeiger am Bogen") abgebildet: eine Schnur, welche dicht unter der Blütenknospe an der Pflanze befestigt ist, geht über die Rolle r und wird durch das Gewicht g straff gehalten. An der Rolle sitzt der Zeiger z, welcher verhältnismässig starke Ausschläge an dem mit Einteilung versehenen Bogen S beschreibt, wenn der mit der Schnur verbundene Stengel in die Länge wächst. Rechts vom Stativ steht ein complicierterer „selbstregistrierender Auxanometer". Eine Schnur oder ein Faden geht auch hier von der Pflanze hinauf über die Rolle r und wird durch g straff gehalten. An Stelle eines Zeigers ist hier am r ein Rad R mit einer peripherischen Rinne angebracht, in welcher ein Faden liegt, der durch das Gewicht W und den Zeiger Z straff gehalten wird; W und Z halten einander im Gleichgewicht. Der Faden ist in seiner Windung so gerichtet, dass der Zeiger gegen den mit glattem berusstem Papier bekleideten Cylinder C leicht gedrückt wird. C wird beständig durch ein Uhrwerk U gedreht. Die weissen Linien, welcher der Zeiger im Russe des Papiers hinterlässt, gehen, da Z infolge des Wachstums der Pflanze gehoben wird, in Gestalt einer Schraubenlinie rund um den Cylinder. Führt dieser einmal in der Stunde eine Umdrehung aus, so gibt der Abstand zwischen den Linien den Zuwachs pro Stunde in vergrössertem Massstabe an. (Sachs u. a.; hier nach Noll.)

geringe Wachstumsgeschwindigkeit aus. Bei eingehenderen Vergleichen zwischen verschiedenen Pflanzenarten werden die Angaben der Wachstumsgeschwindigkeit im Verhältnis zur Größe der wachsenden Teile selbst berechnet (hier denkt man also besonders an die in Streckung begriffenen Teile). Darnach verläuft die oben erwähnte Streckung der Hutpilzstiele und der Roggenstaubfäden verhältnismäßig viel schneller als das absolut genommen einzigstehend schnelle Wachstum des Bambusrohrs.

Zur Messung der Geschwindigkeit des Längenwachstums bedient man sich sehr verschiedener Mittel, vom einfachen Maßstabe an bis zu complicierten Apparaten (sog. Auxanometern), welche den in der Zeiteinheit erreichten Zuwachs in vielfacher Vergrößerung angeben und damit einerseits genauere Bestimmung, anderseits Beobachtungen in kürzerem Zeitraume ermöglichen (Fig. 406).

Häufig benutzt man wagrecht gestellte Mikroskope, mit deren Hilfe man unmittelbar die Spitze eines Pflanzenteiles (z. B. einer Wurzel oder einer Hyphe) dabei beobachten kann, wie sie sich infolge des Wachstums durch das Gesichtsfeld bewegt (hierzu werden vielfach Fruchthyphen von Phycomyces nitens verwendet). Die durch die Vergrößerung leicht zu messende Schnelligkeit dieser Bewegung stellt dann die Wachstumsgeschwindigkeit dar.

278. Der Einfluß äußerer Bedingungen auf das Wachstum ist sehr groß und äußert sich in verschiedener Weise. Teils handelt es sich um Beeinflussung von Neubildungen; die Anlage neuer Sprosse oder Wurzeln steht oft in einem besonderen Äbhängigkeitsverhältnis zur Richtung äußerer Kräfte. So besitzen namentlich das Licht und die Schwerkraft großen Einfluß in Beziehung auf die Stelle, an welcher Neubildungen auftreten und auf die von ihnen genommene Richtung. Wenn nicht eine von vornherein gegebene Polarität (S. 382) oder andere Einflüsse auf das Mutterorgan sich stärker geltend machen, so werden Wurzeln (Rhizoïden) ausschließlich oder vorzugsweise an der vom Lichte abgewandten Seite des Mutterorganes auftreten, während Sprosse aus der zum Licht hingewandten Seite hervorgehen. Die Schwerkraft übt einen ähnlichen Einfluß aus: die Wurzeln werden an der abwärts gewandten Seite der Organe angelegt, die Sprosse dagegen an der nach oben gerichteten Seite. Wo Schwerkraft und Licht einander entgegenwirken, ist der Einfluß des Lichtes meist der stärkere. Hauptsächlich auf die Einwirkung des Lichtes ist daher auch die Erscheinung zurückzuführen, daß ursprünglich gleichseitige, später dorsiventrale Pflanzen oder Organe während der ersten Stadien ihrer Entwicklung die dem Lichte zugewandte Seite zur „Oberseite“ machen. Näheres hierüber S. 38. Hierher gehört auch die bemerkenswerte Tatsache, welche zweifellos ihre Bedeutung für die Verankerung der Wurzeln im Boden besitzt, daß wachsende Wurzeln, wenn sie aus dem einen oder andern Grunde Biegungen erfahren, nur an den convexen Seiten dieser Biegungen neue Wurzelzweige treiben, während an den gerade wachsenden Teilen der Wurzeln die Zweige in allen Richtungen entstehen können (Noll).

Ferner beeinflussen äußere Verhältnisse in hohem Grade die Richtung des Wachstums; die Wirkungen dieser Einflüsse, die Wachstumsbewegungen, werden im nächsten Kapitel behandelt. Hier haben wir vor allem die Beeinflussung der Geschwindigkeit des Wachstumsprozesses vor Augen, bei welcher namentlich der Sauerstoff, die Nährstoffe, das Wasser, die Temperatur und die Belichtung sowie gewisse Gifte usw. hervorragende Bedeutung besitzen.

Sauerstoff ist, wenn wir von den anaeroben Mikroorganismen absehen (S. 289 und S. 354), für das Wachstum notwendig, doch genügt schon ein geringer procentiger Sauerstoffgehalt der Luft zur Weiterführung des Wachstums. Das Wachstum ist sogar (bei gewöhnlichem Luftdruck) am lebhaftesten in Luft, welche nur 3—6 % Sauerstoff enthält (Wieler). Verminderter Luftdruck beschleunigt ebenfalls das Waehstum; diese Erscheinung beruht indessen wohl hauptsächlich auf der Verdünnung des Sauerstoffs, zum Teil aber auch auf der Druckverminderung selber (Schaible). Das Wachstum nimmt ab oder hört vollkommen auf in sehr sauerstoffreicher oder in stark comprimierter Luft, welch letztere auch hier wesentlich durch die Erhöhung des Partiärdrucks des Sauerstoffs wirkt (vergl. S. 288).

Nährstoffe. Während das Wachstum von nacktem Protoplasma unmittelbar mit der Aufnahme von Nahrung incl. Wasser zusammenhängt, liegt das Verhältnis bei membranumgekleideten Zellen, wo es sich besonders um das Wachstum der Zellwand handelt, anders; hier geschieht das Wachstum unabhängig von der augenblicklichen Nahrungszufuhr, auf Kosten der in der Zelle schon zur Verfügung stehenden Vorräte. Das Wachstum bei der Keimung und beim Laubausschlag geschieht, jedenfalls zu Anfang, ausschließlich auf Kosten der Speichernahrung; es ist nur Zufuhr von Sauerstoff und gewöhnlich auch von Wasser vonnöten. Auch kann eine jede wachsende Pflanze kürzere Zeit hindurch die Kosten ihrer weiteren Entwicklung aus den Reservestoffen bestreiten, welche jede Pflanzenzelle unter normalen Verhältnissen führt (S. 390). Doch haben die Nährstoffe selbstverständlich einen außerordentlich großen indirekten Einfluß auf das Wachstum; denn nur durch Assimilation von Nährstoffen kommen eben die Vorräte zustande, auf deren Kosten das Wachstum vor sich geht. Daher muß jedem Wachstum eine Assimilation vorausgegangen sein, und je lebhafter die Assimilation von Nährstoffen sein kann, um so größer und kräftiger werden die auswachsenden Pflanzenteile, — Für den normalen Abschluß der Entwicklung wachsender Blätter scheinen indessen oft die Bedingungen für Kohlenassimilation von Wichtigkeit zu sein (Vöchting).

Wasser hat als unerläßliche Vorbedingung für den Turgor besondere Bedeutung für das Wachstum, welches sich nicht normal abspielen kann, wenn kein Turgor vorhanden ist (vergl. übrigens S. 407). Da die Wasserversorgung großen Einfluß auf das ganze Gedeihen der Pflanze ausübt, so wird sie dadurch auch in hohem Grade das Wachstum beeinflussen.

Die Temperatur ist von sehr großer Bedeutung für das Wachstum. Eine gewisse Minimaltemperatur, die für verschiedene Pflanzen außer-

ordentlich verschieden sein kann, ist unbedingt notwendig, damit überhaupt Wachstum eintreten kann. Während z. B. unsere gewöhnlichen Kräuter, soweit die bisher angestellten Untersuchungen ein Urteil zulassen, unterhalb $2-4^0$ kaum merkliches Wachstum zeigen, wachsen die im hohen Norden und im Hochgebirge beheimateten Pflanzen bei noch niedereren Temperaturen, und das gleiche gilt auch für diejenigen Vertreter unserer Flora, welche sich bereits im allerersten Frühjahr entwickeln, wie z. B. Eranthis hiemalis, Schneeglöckchen u. s. w. Die geringsten Forderungen an Wärme stellen jedoch wohl die Algen des Eismeeres, welche, wie es scheint, sogar bei einer Temperatur von $\div 0{,}5^0$ bis $\div 0{,}7^0$ wachsen (und sich vermehren) können (Kjellmann). Auf der andern Seite verlangen die in wärmeren Gegenden wohnenden Pflanzenarten meist für ihr Wachstum wesentlich höhere Temperaturen als die Arten unserer Flora. So scheint bei den Wurzeln der Maiskeimpflanze unter ca. 10^0 kaum Wachstum einzutreten, und tropische Pflanzen bedürfen gewiß oft noch höherer Temperatur. Wir stehen hier einem Angepaßtsein an die für die betreffenden Arten gewöhnlich gegebenen Lebensbedingungen gegenüber. Steigt die Temperatur über die genannten Minimalgrenzen hinaus, so steigt auch die Wachstumsgeschwindigkeit, und zwar in weit größerem Verhältnis als die Temperatursteigerung, bis ein gewisser, ebenfalls für verschiedene Arten verschiedener Wärmegrad erreicht ist. Bei den meisten untersuchten Pflanzen unserer Flora ist das Wachstum am lebhaftesten bei etwa 26—30°, bei Pflanzen aus wärmeren Klimaten wohl meist bei einige Grad höher liegenden Temperaturen. Steigt die Temperatur noch weiter, nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit schnell ab und bei einer Temperatur von etwa $40-45^0$ hört das Wachstum vollständig auf und zwar häufig, bevor die Pflanze im übrigen durch die Hitze Schaden erleidet. Als Beispiele für die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Temperatur seien folgende Zahlen angeführt, welche (in Millimetern) den Zuwachs in 48 Stunden für hervorbrechende Wurzeln keimender Samen von den in der Tabelle genannten Arten angeben (Köppen).

Temperatur	14,1°	18°	23,5°	26,6°	28,5°	30,2°	33,5°	36,5°
Mais	—	1,1	10,8	29,6	—	64,6	**69,5**	20,7
Erbsen	5,0	8,3	30,0	**53,9**	40,4	38,5	23,0	8,7
Weiße Lupine...	9,1	11,6	31,0	**54,1**	50,1	43,8	14,2	12,6

Man darf sich indessen durchaus nicht vorstellen, daß die Pflanze am besten bei denjenigen Temperaturen gedeiht, bei welchen die Wachstumsgeschwindigkeit die größte ist; im Gegenteil ist das gewöhnlich durchaus nicht der Fall, da unter anderem die Abbauprozesse (Atmung) dabei allzu stark gesteigert werden (S. 286).

Abkühlung wachsender Teile auf etwa 0^0 hat in bestimmten Fällen, z. B. bei Maiswurzeln, selbst bei kurzwährender Einwirkung zur Folge, daß das Wachstum später bei günstiger Temperatur eine Zeitlang viel langsamer

als normal sich abspielt (Askenasy) (vergl. die Verhältnisse bei der Kohlensäureassimilation S. 307).

Die Beleuchtung hat sehr großen Einfluß auf das Wachstum. Wir müssen hier unterscheiden zwischen 1. dem Einfluß des Lichtes, wie er sich bei dem normalen periodischen Wechsel von Tag und Nacht äußert und 2. dem Einfluß dauernden Lichtmangels.

Der normale Beleuchtungswechsel. Wenn man die Temperatur, die Feuchtigkeit und andere bestimmende Faktoren ganz gleichmäßig hält, so geht die Streckung der Zellen meist langsamer vor sich, wenn die Pflanze belichtet ist (am Tage), als wenn sie nicht belichtet wird (in der Nacht). Selbst bei kurzwährenden Beleuchtungszeiten, wenn man z. B. Licht und Dunkelheit stündlich miteinander abwechseln läßt, lassen sich entsprechende Wirkungen, besonders leicht bei den Fruchthyphen bestimmter Pilze (z. B. Phycomyces) beobachten. Der Einfluß des Lichtes läßt sich, wenn überhaupt, so nur zu einem sehr geringen Teile, dem Umstande zuschreiben, daß die Transpiration durch Belichtung gesteigert wird. Die Hauptrolle spielen hier die stärker brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes (blau bis ultraviolett). Sowohl bei grünen als bei nichtgrünen Pflanzenteilen wird das Wachstum in der Regel schon durch eine schwache Beleuchtung herabgestimmt, doch ist das keineswegs immer der Fall. So wachsen hervorbrechende Sprosse von Orobanchearten ebenso schnell in zerstreutem Tageslicht wie im Dunkeln (Jönssen); das gleiche gilt für eine Reihe von Wurzeln, vegetativen Hyphen von Saprolegnia u. a., ebenso von gewissen Blättern (Frank). Wo das Licht überhaupt eine Wachstum hemmende Wirkung ausübt, zeigt sich diese bei vielzelligen Pflanzen gewöhnlich erst nach einige Zeit währender Beleuchtung, hält aber dafür noch einige Zeit über den Eintritt der Dunkelheit hinaus an. Bei gleichmäßiger Temperatur u. s. w. geht das Längenwachstum bei den Sproßachsen der meisten höheren Pflanzen am langsamsten am Nachmittag vor sich, wiewohl die Beleuchtung dann schon wesentlich abgenommen hat; das Längenwachstum ist am schnellsten in den frühen Morgenstunden, wenn es schon wieder hell zu werden beginnt. Wir haben es hier mit Nachwirkungen zu tun und können daraus schließen, wie compliciert die Verhältnisse liegen.

Nicht nur Schwankungen in der Beleuchtung, sondern auch andere der erwähnten, im Laufe des Tages wechselnden äußeren Verhältnisse können im Wachstum eine tägliche Periode hervorrufen. Die Dunkelheit und die weit größere Feuchtigkeit müssen während der Nacht die Zellstreckung beschleunigen, da aber gleichzeitig die Temperatur gewöhnlich niederer ist als am Tage, so ergibt sich oft als endgültiges Resultat, daß das Wachstum in den Tagesstunden doch schneller vor sich geht als in den Nachtstunden. Eine allgemeine Regel läßt sich hier nicht aufstellen.

Lichtmangel, Etiolement. Lichtmangel muß selbstverständlich bei den grünen Pflanzen ganz abnorme Zustände mit sich bringen. Pflanzenteile, welche in vollständiger oder beinahe Dunkelheit heranwachsen, werden

nicht grün (Ausnahmen S. 129); die Sproßachsen werden in der Regel weiß, die Blätter dagegen nehmen eine oft intensiv gelbe Farbe an, und da keine Kohlensäureassimilation stattfinden kann, so wird der ganze Stoffwechsel bald anormal, und nach einiger Zeit geht dann die Pflanze zugrunde. Die Farben der Blüten sind oft normal, nicht selten jedoch blasser. Besonders mit Hinsicht auf den ganzen Verlauf des Wachstums lassen sich große Abweichungen vom normalen beobachten. Bei den Dikotylen werden im Dunkeln gewachsene Sproßachsen gewöhnlich, wenn auch nicht immer, viel länger als normal (Fig. 407); die einzelnen Zellen werden übermäßig verlängert; die Blätter dagegen werden meist viel kleiner als normal und bleiben häufig sogar ganz klein und unentwickelt. Ein wohlbekanntes Beispiel hierfür sind Kartoffeln, welche in einem dunklen Keller austreiben; die bleichen, lang aufgeschossenen, etwas gedrehten Triebe mit den kleinen schuppenförmigen Blättern haben mit den normalen grünen Trieben der Kartoffelpflanze gar keine Ähnlichkeit. Bei anderen Dikotylen sind die Formverschiedenheiten viel geringer, z. B. beim Kürbis (Fig. 397, S. 372) und in gewissen Fällen (Tragopogon-Arten) ganz unwesentlich. Bei Monokotylen, so z. B. bei Gräsern, Zwiebelgewächsen u. a. werden die Blätter gewöhnlich, jedoch nicht immer, länger und schmaler als normal, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man beispielsweise Weizen in zwei Blumentöpfe aussät und den einen an ein gut beleuchtetes Fenster, den andern an eine dunkle Stelle bringt. Bei anderen, z. B. Tradescantia zebrina, werden die Triebe lang und die Blätter klein, gerade wie bei den meisten Dikotylen. Trotz dieser und anderer Verschiedenheiten zwischen dem Verhalten verschiedener Pflanzenarten läßt sich doch als allgemeine Regel aussprechen, daß die Zellwände bei Lichtmangel immer unvollständig ausgebildet werden; die Verdickung wird sehr mangelhaft durchgeführt. In Übereinstimmung damit werden die Festigungsgewebe nur ganz schlecht entwickelt, und es können in anatomischer Beziehung viele andere Abweichungen vom normalen eintreten; dazu kommt, daß die Gewebe wasserreich und zart werden. Der ganze abnorme durch Lichtmangel hervorgerufene Zustand der Pflanze heißt mit einem französischen Ausdruck Etiolement, die Pflanzen selber heißen etioliert (vergeilt). Hat sich die Pflanze in vollkommener Dunkelheit entwickelt, so nennen wir sie auch vollständig etioliert: bei schwacher Beleuchtung, wie sie etwa unseren Zimmerpflanzen und Treibhauspflanzen im Winter oft genügen muß, lassen sich alle Übergänge zwischen Etiolement und normaler

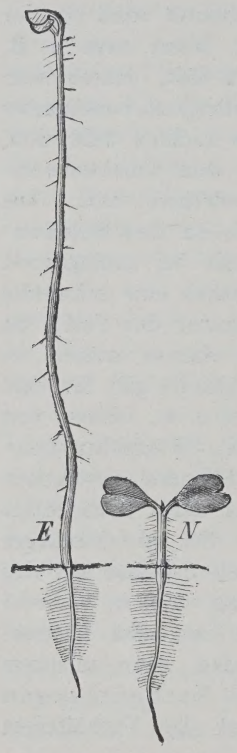


Fig. 407. Zwei gleich alte Keimpflanzen von *Sinapis alba*. *N* unter normalen Verhältnissen hervorgewachsen; *E* im Dunkeln (Noll.)

Entwickelung beobachten. Typische „Lichtpflanzen"-Arten, wie Feldpflanzen (Kornarten, Erbsen, Wicken, Senf (Fig. 407)) und z. B. Goldregen, Roßkastanie und andere etiolieren merklich bei Beleuchtungsgraden, welche bei anderen, Schatten vertragenden Pflanzen, z. B. Flieder, Buche u. a. normale Entwickelung von Sproßachsen und Blättern gestatten. Die vom normalen abweichende Gestaltung etiolierter Pflanzen wird besonders durch den Mangel an stärker brechbaren Lichtstrahlen verursacht; in rotem Licht werden die Pflanzen grün und assimilieren Kohlensäure, weichen indessen in ihrer Gestalt weit vom normalen ab. Auch die Fruchthyphen und Fruchtkörper der Pilze etiolieren im Dunkeln; die Stiele bestimmter Hutpilze werden übermäßig verlängert, während der Hut selbst sich nur ganz schwach oder gar nicht ausbildet. Das Etiolement stellt als Resultat der Störung vieler Processe eine sehr complicierte Erscheinung dar (vergl. auch S. 421). Auch die mit dem Lichtmangel meist verknüpfte hochgradige Luftfeuchtigkeit trägt zur Bildung abnormer Formen bei. Das Etiolement erscheint im übrigen als eine Anpassung von nicht geringer Bedeutung. Wenn z. B. Samen, welche zu tief in die Erde hinein gelangt sind, keimen, so werden die austreibenden Teile durch Überverlängerung schneller an die Erdoberfläche gelangen, als es sonst möglich wäre. — Im Gartenbau spielt das Etiolement eine wichtige Rolle bei den sog. Bleichkulturen, so z. B. bei den Kulturen von Spargeln, Bleichsellerie u. s. w.; durch den Ausschluß des Lichtes erlangt man zarte und wohlschmeckende Pflanzenteile. Auch im Ackerbau besitzt ein nicht zu weit gehendes Etiolement Bedeutung für gewisse Kulturen, z. B. für den Flachs. — Infolge von sehr dichter Aussaat beschatten die einzelnen Pflanzen einander stark, wodurch eine besonders feine Qualität der Flachsfasern erlangt werden soll. Das „Lagern" der Getreidehalme lässt sich in einigen Fällen durch beginnende Etiolierung der unteren Teile der Halme erklären, wie sie bei zu dichter Aussaat oder wenn die Halme sehr buschig geworden sind und sich daher gegenseitig beschatten, eintreten muss; immerhin mögen verschiedene Ursachen für das Zustandekommen dieser Erscheinung verantwortlich sein.

Unter den Giften, welche direkte unmittelbare Einwirkung auf das Wachstum besitzen, sind besonders die Anaesthetica zu nennen; in stärkeren Dosen, welche indessen noch nicht tödlich wirken, bringen Äther und Chloroform meist alles Wachstum zum Stillstand (Bernard). Nach Einwirkung schwächerer Ätherdosen beobachtet man oft erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit. Der Einfluss dieser Körper auf die Wachstumsvorgänge bei ruhenden Organen wird im 11. Abschnitt besprochen.

Beschädigungen wirken stark auf das Wachstum ein, ganz abgesehen von der auf S. 222 besprochenen Erscheinung, dass die Wundfläche bei der Heilung mit Wundkork und ähnlichen Bildungen überzogen wird. Es ist nachgewiesen, dass weniger eingreifende Beschädigungen der Wurzeln oft schnelleres Wachstum der oberirdischen Teile hervorrufen, ebenso wie oft geringere Beschädigungen dieser letzteren Organe selbst, z. B. Entfernen der Blattspitzen, das Wachstum der betreffenden Organe bedeutend beschleunigen kann (Townsend). Hier beobachtet man also gleichzeitig eine ausgesprochene Reizleitung von der beschädigten Stelle zu anderen im Wachstum be-

griffenen Teile. Bei ernsteren Beschädigungen wird das Wachstum der ganzen Pflanze, jedenfalls eine Zeitlang, herabgestimmt.

279. Gewebespannung. In wachsenden Pflanzenteilen üben die verschiedenen Gewebe gewöhnlich Druck oder Zug aufeinander aus, wie sich besonders leicht bei Sprossachsen feststellen lässt. Spaltet man einen jungen, saftigen Stengel (kräftige Blütenstiele eignen sich gut zu solchen Versuchen), durch zwei aufeinander senkrecht stehende Längsschnitte, so sieht man, dass die Stücke sich stark nach aussen krümmen, ja die Stücke können sich oft, z. B. bei Taraxacum, ein- oder mehrfach zusammenrollen, und zwar besonders stark, wenn sie in Wasser gelegt werden. Solche Versuche, welche sich mannigfach variieren lassen, zeigen, dass die inneren Teile des betreffenden Stengels zusammengedrückt waren und sich daher ausdehnen, wenn sie befreit werden, während die äusseren Teile ausgedehnt waren und sich nun zusammenziehen. Die Spannung, welche verschiedene Gewebe in der Pflanze in dieser Art aufeinander ausüben, heisst Gewebespannung und ist im wesentlichen eine Folge ungleich starken Wachstums, beruht jedoch auch auf Verschiedenheiten im Turgor der verschiedenen Gewebe. In ganz jungen Pflanzenteilen besteht zwischen den Geweben noch keine Spannung. Am stärksten ist die Gewebespannung gewöhnlich bei Pflanzenteilen in lebhafter Streckung, während sie in ausgewachsenen Organen viel geringer oder ganz aufgehoben ist. Auch wenn man ein ringförmiges Stück Rinde ablöst, kann man, ganz besonders bei Bäumen zur Zeit des Dickenwachstums, Gewebsspannung konstatieren; der abgelöste Rindenring zieht sich zusammen und lässt sich nicht ohne bedeutende Anwendung von Kraft wieder so an seinem ursprünglichen Platz anbringen, dass die Enden zusammenreichen. Wir haben also hier eine Gewebespannung in der Querrichtung, während wir oben Gewebespannung in der Längsrichtung besprachen. — Bei grösseren Algenformen besteht gewöhnlich eine Gewebespannung besonderer Art; hier sind nämlich gewöhnlich die äusseren Gewebsschichten die längsten, und die innersten werden gestreckt (Küster).

Die Intensität der Gewebespannung zeigt meist deutliche tägliche Schwankungen, da sie in hohem Masse von dem Wassergehalt der Pflanze abhängig ist. Infolge der Transpiration nimmt die Wassermenge in der Pflanze gewöhnlich im Laufe des Tages ab, und damit wird auch die Gewebespannung verringert; im Laufe des Abends und in der Nacht wird die Wassermenge und damit auch die Spannung erhöht. Damit stimmt auch überein, dass ein Stengel, der mehrere Stunden im Wasser gelegen hat, sehr starke Gewebespannung besitzt; bei einem welkenden oder durch Plasmolyse ganz schlaff gewordenen Stengel lässt sich dagegen keine Spannung wahrnehmen. Die Erscheinung, dass saftige Pflanzenteile in Wasser oder bei lang anhaltendem feuchten Wetter aufspringen, beruht oft auf der durch übermässige Wasseraufnahme erhöhten Gewebespannung: die äusseren Partien können den Druck von innen her nicht mehr aushalten. Die Gewebespannung trägt wesentlich zur Festigung wachsender und krautiger Stengel

bei; durch den Druck des inneren Parenchyms gegen Hautgewebe und Rinde mit dem in der Rinde liegenden Festigungsgewebe wird für den ganzen Pflanzenteil ähnliches erreicht wie für die einzelne Zelle durch den Turgor. Gewebespannungen wirken in verschiedener Weise bei den Bewegungserscheinungen, besonders bei den Variationsbewegungen mit.

280. Sekundäres Wachstum, Laubfall. Das sekundäre Dickenwachstum bei Sprossachsen und Wurzeln ist auf S. 269 ff. eingehender geschildert worden; bei den Blättern besteht die wichtigste sekundäre Wachstumserscheinung in den Bildungen, welche die Abstossung des Laubes einleiten. Vor der Zeit des Laubfalls treten im Parenchym des Blattgrundes Teilungen und Wachstum in den Zellen ein, so dass ein wenig über dem Blattgrunde einige Schichten kleiner dünnwandiger Zellen entstehen, welche sich abrunden und zum Teil durch Verquellung der Mittellamellen ihren gegenseitigen Zusammenhang etwas lockern, die Ablösungszone (Fig. 277 *d*, S. 222). Gleichzeitig wird der Zusammenhang zwischen den Elementen der Gefässbündel am Blattgrunde stark gelockert; beim Laubabwurf braucht also dann im wesentlichen bloss die Epidermis zerrissen zu werden. Vor dem Laubfall oder auch häufig erst nach diesem bildet sich, wie früher erwähnt (S. 222), eine Korkschicht. Die sekundären Bildungen, welche den Laubfall einleiten, lassen sich künstlich zu einem viel früheren Zeitpunkt als normal dadurch hervorrufen, dass man die Pflanzen dauernd dunkel stellt, oder dass man sie plötzlich ohne Übergang in sehr trockene Luft bringt, oder auch umgekehrt dadurch, dass man sie in dampfgesättigten Raum stellt, so dass die Transpiration, an welche die betreffenden Pflanzen sich angepasst haben, plötzlich zum Stillstand kommt; verschiedene Pflanzenarten verhalten sich übrigens in dieser Hinsicht sehr verschieden (Molisch). Oft werfen Pflanzen, wenn sie aus Treibhäusern in trockene Zimmer kommen, nach kurzer Zeit die Blätter ab. Über die Zeit des Laubabwurfs siehe 11. Abschnitt.

281. Reize und Korrelationen beim Wachstum. Durch die Abbauprozesse wird die für die Wachstumsarbeit notwendige Energie geliefert; dass wir jedoch nicht einfache Beziehungen zwischen dem Umfang und der Vollständigkeit des Abbaues einerseits und der Grösse der Wachstumsarbeit anderseits voraussetzen dürfen, geht aus § 267 (S. 389) hervor. Im übrigen kennen wir die Kräfte, welche das Wachstum unmittelbar hervorbringen, nicht. Die Einflüsse äusserer Faktoren machen sich im ganzen als Reize, also als auslösende Wirkungen (S. 404), auf das Wachstum geltend; das wird namentlich deutlich bei den Wachstumsbewegungen (§ 294) und beispielsweise bei der Wirkung von Beschädigungen (S. 417). Beispiele für Reizung während des Wachstums finden wir im übrigen auch in den Wirkungen, welche Zug und Druck ausüben. Man sollte von vorneherein meinen, dass das Längenwachstum durch Zug an den betreffenden Pflanzenteilen beschleunigt werden könnte, doch ist die unmittelbare Wirkung im Gegenteil eine gerade umgekehrte. — Übt man auf einen Pflanzenteil einen Zug aus, z. B. dadurch, dass man an demselben eine Schnur befestigt, diese über eine

Rolle führt und an die Schnur ein Gewicht hängt, so nimmt das Längenwachstum in der ersten Zeit, während einiger Stunden bis zu einem Tage, nach Baranetzky, Hegler u. a. deutlich ab. Diese starke Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit ist als Reizerscheinung auch insofern typisch, als sie nur solange anhält, bis der Pflanzenteil nach dem Eingriff wieder „ins Gleichgewicht" gekommen ist, d. h. sich dem Zuge angepasst hat (vergl. S. 465); von da an tritt die rein mechanische Wirkung des Zuges in den Vordergrund, und nun beginnt wieder schnelleres Wachstum, dessen Geschwindigkeit oft sogar grösser als ursprünglich sein kann. Hängt man nun aber ein grösseres Gewicht an die Schnur, so wird von neuem ein Reiz ausgeübt: wieder tritt Wachstumshemmung usf. ein, bis gewisse Grenzen erreicht sind. Ein und derselbe Pflanzenteil kann übrigens in verschiedenem Grade, teils nach der Entwickelungsstufe, teils nach der Tageszeit, empfindlich sein; der Einwirkung auf das Längenwachstum parallel geht nach Hegler eine Verdickung der Zellwände als Folge des stärkeren Zuges; in gewissen Fällen sollen sogar Collenchym und andere Festigungsgewebe in Pflanzenteilen entstehen, in denen sie normaler Weise fast vollständig fehlen, z. B. in Stielen von Helleborus, welche einem von Tag zu Tag steigenden Zuge ausgesetzt werden. Diese Angaben sind jedoch nicht einwandfrei und bedürfen näherer Nachprüfungen. Dasselbe gilt für den folgenden Versuch von Hegler: hypokotyle Glieder von Keimpflanzen von Helianthus annuus rissen bei einer Belastung von 160 g ab. Darauf wurden andere, während sie in Blumentöpfen unter im übrigen normalen Wachtumsverhältnissen standen, einem Zug von 150 g ausgesetzt. Zwei Tage später konnten diese Pflanzen einen Zug von 250 g aushalten, und nachdem dieses Gewicht einen Tag lang eingewirkt hatte, erhielten sie über 300 g usf. Während die Kontrollpflanzen sich nicht veränderten, hatten sich die Versuchspflanzen an ein grösseres Gewicht angepasst. Hierher gehört die wohlbekannte Tatsache, dass die Tragkraft der Fruchtstiele mit dem Gewicht der Frucht zunimmt, und dass das Dickenwachstum vieler Bäume am stärksten in den Richtungen sich abspielt, welche mit der herrschenden Windrichtung zusammenfallen (Knight u. a.). — Eine entgegengesetzte Wirkung übt Druck aus: junge Pflanzenteile, welche etwa durch Eingiessen in Gips am Wachsen gehindert werden, erhalten dünne oder erst spät sich verdickende Wände (Pfeffer). Starke Gewebespannung mag auf innere Teile ähnliche Wirkung ausüben. Die Reizerscheinungen beim Wachstum zeigen sich im übrigen auf vielerlei Weise, unter anderem bei der Bildung von Gallen, „Hexenbesen" u. dergl. als Folge von tierischen oder Pilzangriffen; ferner z. B. beim Auftreten von Haftscheiben bei manchen Ranken (Fig. 155, S. 108), bei Regenerationen nach Verwundung (vergl. § 306) usw. Am klarsten treten sie aber bei den Bewegungen der Pflanzen hervor, wovon im folgenden Kapitel näher die Rede ist.

Wachstumscorrelationen. Die Pflanze bildet ein Ganzes, deren einzelne Teile trotz ihrem grösseren oder kleineren Grade von Selbständigkeit doch in recht festem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis stehen. Dieses Gegenseitigkeitsverhältnis zwischen den Organen heisst Correlation. Besonders bei den Wachstumsvorgängen sind Correlationen oft recht auffällig. Einige Beispiele mögen als Erläuterung dienen. In einem verhältnismässig einfachen Falle tritt, wenn Wurzeln oder Sprossachsen sich zu verzweigen beginnen, beinahe immer eine vorübergehende oder bleibende Herabstimmung in der Wachstumsgeschwindigkeit des Mutterorgans ein. Wenn man kurz nach dem Laubausschlag eines Baumes die Blätter entfernt, so beginnen die in den Blattachseln sich bildenden Knospen, welche normalerweise erst im nächsten Jahre austreiben sollten, schnell zu neuen, blatttragenden Trieben zum Ersatz für den Verlust auszuwachsen. Später im Sommer wirkt jedoch das Entlauben nicht mehr. Zeitige Entlaubung bringt neben der Bildung neuer Blätter meist Bildung von neuem Frühjahrs-

holz in der Sprossachse mit sich (S. 274), so dass also der Jahrring verdoppelt wird; all diese Erscheinungen sind der Ausdruck für eine wohl nicht ganz einfache Correlation. Auch beim Etiolement ist die sehr geringe Entwickelung von Blättern bei vielen Dikotylen nicht eine einfache direkte Wirkung des Lichtmangels; denn es gelingt in einigen Fällen wenigstens im Dunkeln gewachsene Blätter von ungefähr normaler Grösse zu erzielen, wenn man z. B. durch Abtragen der Vegetationspunkte das Wachstum des Triebes hintanhält (Jost). Hierher gehört weiter, dass die Entfernung der Teilblättchen junger Robiniablätter eine verhältnismässig bedeutende Entwickelung von Assimilationsgewebe längs dem zurückgebliebenen Mittelnerv verursacht usw. Unter den Wachstumbewegungen sollen noch weitere Beispiele für Correlation erwähnt werden. Die Einwirkung auf ein Organ führt also meist mit sich, dass andere Teile der Pflanze in bestimmter Weise beeinflusst werden und darauf bald mit erhöhtem Wachstum, bald gerade mit verringertem Wachstum, und oft mit einer Änderung der Wachstumsrichtung antworten; im grossen und ganzen aber derartig, dass darin die Fähigkeit der Pflanze, sich innerhalb gewisser Grenzen den Verhältnissen anzupassen, zum Ausdruck kommt.

Kap. 43. Die Bewegungen der Pflanzen.

282. Die Bewegungserscheinungen bei den Pflanzen lassen sich gewöhnlich ohne Schwierigkeit in zwei verschiedene Gruppen einordnen: nämlich 1. rein physikalische Bewegungen, welche unabhängig, oder doch unmittelbar unabhängig, von der Lebenstätigkeit sind, und 2. vitale Bewegungen, d. h. solche, welche nur unter aktiver Mitwirkung lebender Zellen sich abspielen. Während die physikalischen Bewegungen vorzugsweise auf tote, eingetrocknete Teile beschränkt sind, so tritt die Lebenstätigkeit gerade in ihrer ganzen Fülle und Mannigfaltigkeit in den vitalen Bewegungen zu Tage; und die Pflanzen zeigen hier sehr augenfällige Analogien mit den Tieren, so augenfällig, dass mehrere Physiologen psychische Prozesse auch bei den Pflanzen vermuten, ein Thema, dessen Behandlung indessen ausserhalb des Rahmens dieses Lehrbuches liegt.

283. Physikalische Bewegungen. Viele reife Kapseln und andere trockene Teile der Pflanze, wie die Köpfchen von Disteln und manchen anderen Korbblütern (z. B. sehr schön bei der „Immortelle“ Acroclinium) öffnen sich in trockenem und schliessen sich bei feuchtem Wetter; auch viele andere vertrocknete Pflanzenteile führen unter der Einwirkung wechselnder Feuchtigkeitsverhältnisse eigentümliche Bewegungen aus. So dreht sich der Schnabel der Früchtchen des Reiherhalses (Erodium cicutarium) beim Eintrocknen schraubenförmig zusammen (Fig. 410) und streckt sich nach Befeuchtung wieder gerade aus, während beispielsweise die beweglichen Fäden an den Sporen der Schachtelhalme sich gerade in feuchter Luft zusammenrollen und in trockener Luft ausbreiten (Fig. 408). Derartige sogenannte

hygroskopische Bewegungen, welche für den Schutz, die Ausbreitung und die Einsenkung von Früchten und Samen in den Boden von Wert sein können, beruhen darauf, dass die beweglichen Partien ungleich quellen oder beim Trocknen ungleich zusammenschrumpfen. Hierher gehört unter anderem auch die „Jerichorose", Anastacia hierochuntica (Fig. 409), deren in trockenem und feuchtem Zustande ganz verschiedenes Aussehen auf stärkerer Quellung der Zweige, resp. auf Einschrumpfen der Oberseiten der Zweige beruht. In trockenem Zustande ist die ganze Pflanze mit ihren reifen Schoten zusammengerollt; bei eintretendem Regen öffnet sich die Pflanze, und die Samen können ausgestreut werden und zur Keimung gelangen. Ganz ähnliches Verhalten zeigt die Composite Asteriscus pygmaeus, welche von einigen Forschern für die eigentliche Jerichorose gehalten wird.

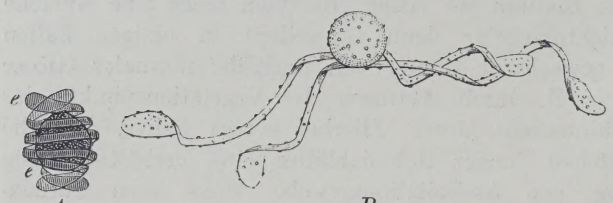


Fig. 408. Sporen des Schachtelhalms (*Equisetum*) in feuchtem (*A*) und in trockenem Zustande (*B*.) (Sachs.)

Das Aufspringen der Staubbeutel und Sporangien kann zum Teil auf ungleichmässiger Quellung oder Schrumpfung verschiedener Zellschichten in den Wänden der Organe, teils auch darauf beruhen, dass bei beginnendem Vertrocknen der Zelle das Volumen verringert wird und die Wände damit ein wenig einfallen. Es lässt sich darin eine gewisse äusserliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Spaltöffnungen erblicken. Die feineren mechanischen Verhältnisse aller dieser vorgenannten hygroskopischen Bewegungen sind ziemlich verwickelt; besonders Steinbrinck hat in einer langen Reihe von Untersuchungen diese Frage näher beleuchtet.

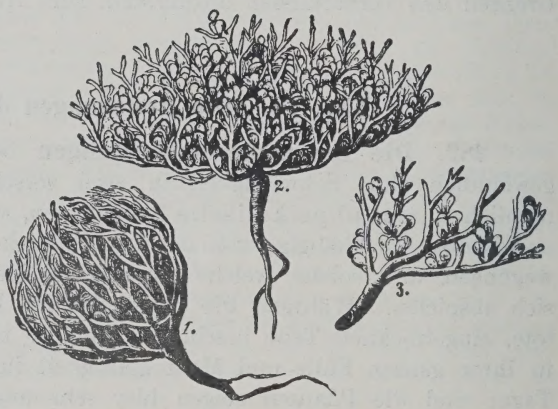
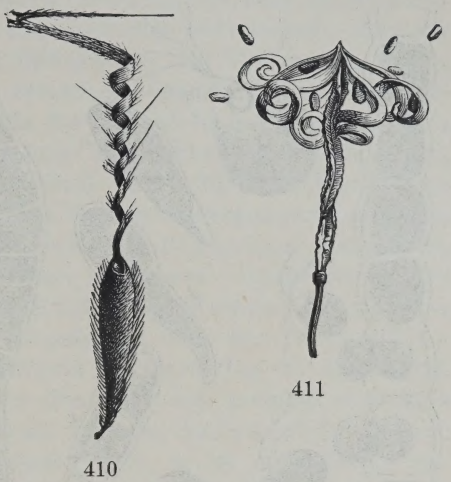


Fig. 409. „Jerichorose".
1. In vertrocknetem, 2. in feuchtem Zustande (verkleinert); 3. ein Stück eines Zweiges in natürlicher Grösse.

Auch bei saftigen lebenden Organen finden wir rein physikalische Bewegungen, z. B. bei der Balsamine, deren Kapselklappen bei Berührung oder auch ganz von selbst explosionsartig aufspringen (Fig. 411), da im Verlaufe der Fruchtentwickelung durch stärkeres Wachstum an der Aussenseite der Klappen nach und nach eine starke Spannung zwischen ihnen zustande gekommen ist. Hierher gehört auch die Erscheinung, dass die

Staubfäden von Parietaria, Urtica und anderen Urticineen plötzlich bei Berührung oder ohne alle äussere Veranlassung sich aus ihrer bis dahin gebückten Stellung aufrichten und den Blütenstaub ausschleudern. Diese Bewegungen, welche nicht mit den Variationsbewegungen „sensibler" Staubfäden (S. 449) verwechselt werden dürfen, werden dadurch verursacht, dass die Staubfäden sich im Verlaufe ihrer Entwickelung nicht hatten strecken können, so dass mit der Zeit Spannungsverhältnisse eintraten, welche endlich die Bewegung hervorriefen. Das Ausspritzen von Samen durch gewisse saftige Früchte (z. B. Ecballium), das Ausschleudern von Sporen aus den Sporangien der Ascomyceten oder von den Sterigmen von Basidiomyceten usw. lässt sich ebenfalls auf ähnliche, allmählich gesteigerte Spannungsverhältnisse zurückführen.



410 411

Fig. 410. Früchtchen von Erodium, trocken. Schwach vergrössert. — Fig. 411. Aufspringende Frucht von Impatiens. (Baillon.)

Dass die Zweige der Bäume bei starker Kälte ihre seitliche Richtung verändern und sich gleichzeitig nach oben oder nach unten biegen, scheint eine rein physikalische Erscheinung zu sein. — Die Krümmung nach abwärts, welche die Blätter mancher krautiger Pflanzen ausführen, wenn die Temperatur gegen 0 Grad herabsinkt, lässt sich in gewissen Fällen darauf zurückführen, dass der Turgor der Zellen des Blattes in der Kälte abnimmt, so dass wir nicht nur von einer physikalischen Wirkung reden können. Die bis dahin stark gedehnten Collenchymstränge des Blattes ziehen sich dabei etwas zusammen, und da die betreffenden Blätter (Geum urbanum, Cerefolium sativum und mehrere andere) die stärksten Stränge an der Unterseite führen, so ist auch die Zusammenziehung hier am stärksten und führt daher zur Krümmung (Wille). In anderen Fällen aber liegt solchen Krümmungen ein Wachstumsvorgang zugrunde (vergl. S. 437).

284. Die vitalen Bewegungen lassen sich nach der Art, in der sie sich äussern, in zwei Gruppen teilen: Bewegungen von der Stelle weg und Bewegungen an festsitzenden Pflanzen.

1. Bewegungen von der Stelle weg (Lokomotorische Bewegungen). Von der Bewegung des Cytoplasmas in der wandumschlossenen Zelle haben wir bereits auf S. 122 gesprochen. Ebenso wissen wir schon (S. 5, Fig. 6), dass am Protoplasma nackter Zellen ausser inneren Strömungen oft zugleich freie Bewegung von der Stelle weg (Amoebenbewegung) sich beobachten lässt. Die allermeisten Samenfäden, Schwärmsporen der Algen und Pilze (Fig. 412) sowie ausserordentlich viele Bakterienformen besitzen Eigenbewegung. Alle diese mikroskopischen kleinen Lebewesen bewegen sich in den Flüssigkeiten, in denen sie leben, mit Hilfe besonderer Bewegungsorgane, Geisseln (Cilien, Fig. 412 und S. 2—4) frei

umher. Gewisse niedere Algen, wie die Diatomeen und andere, bewegen sich gleitend, wahrscheinlich mit Hilfe von Schleim oder dergl., welcher durch Spalten in der harten Schale ausgeschieden wird, über ihre Unterlage hin. Ähnliche Bewegungen kennen wir von einigen blaugrünen Algen (Oscillatoria sowie Beggiatoa, Fig. 368, S. 322), welche ausserdem noch eigentümliche Krümmungen und schlangenartige Windungen ausführen, welche z. B. bei Beggiatoa mirabilis sehr auffällig sind. — Viele der lokomotorischen Bewegungen sind ein Ausdruck der Contractilität des Cytoplasmas, der gleichen Eigenschaft, welche in ihrer höchsten Form bei den Muskeln der Tiere auftritt (Engelmann, Verworn und andere).

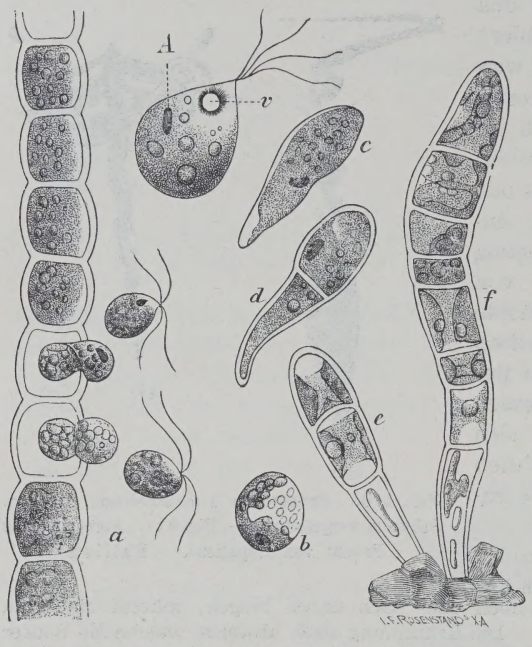


Fig. 412. Ulothrix. *a* Stück eines Schwärmsporen bildenden Fadens (die Schwärmsporen sind mit 4 Cilien ausgestattet); *b—f* verschiedene Entwickelungsstufen von der Schwärmspore bis zur jungen Pflanze. Ganz oben eine Schwärmspore in stärkerer Vergrösserung; *v* die pulsierende Vakuole; *A* der rote „Augenfleck". (Dodel.)

Wenn nicht besondere Verhältnisse die Richtung all dieser Bewegungen beeinflussen, so bleibt sie unbestimmt; die Bewegung verläuft ohne Ordnung in anscheinend „zufälligen" Richtungen. Vielfache Einflüsse aber veranlassen die Organismen, sich in ganz bestimmter Richtung fortzubewegen, und wir nennen in solchen Fällen die Bewegung eine taktische (d. h. geordnete). Man fasst diese Bewegungen unter der gemeinsamen Bezeichnung Taktismen oder Taxis zusammen. Je nach der bestimmenden Ursache (z. B. Licht, Schwerkraft, Chemikalien usw.) spricht man dann von photo-, geo- und chemotaktischen Bewegungen, resp. Photo-, Geo- und Chemotaxis usw. Geschieht die Bewegung in der Richtung nach dem Ausgangspunkt der betreffenden bestimmenden Ursache, so heisst die Richtung positiv, geht die Bewegung in entgegengesetzter Richtung, so heisst die Richtung negativ (z. B. positive und negative Phototaxis für Bewegung zur resp. von der Lichtquelle weg). Näheres hierüber im folgenden.

2. Bewegungen an festsitzenden Pflanzen. Hier unterscheidet man zwischen Wachstums- und Variationsbewegungen, welche sich indessen nicht immer vollkommen scharf voneinander trennen lassen.

A. Wachstumsbewegungen werden durch wirkliches Wachstum ausgeführt (oder doch abgeschlossen), also durch bleibende Veränderungen in den Grössenverhältnissen des betreffenden Organes.

Wenn ein Pflanzenteil, z. B. eine Wurzel oder eine Sprossachse, geradeaus wächst, so handelt es sich dabei im Grunde um eine bestimmt gerichtete Wachstumsbewegung, und dieser Vorgang wird daher oft als die allgemeine geradlinige „Zuwachsbewegung“ bezeichnet. Doch spricht man in der Regel von Bewegung nur, wenn die Wachstumsrichtung sich ändert. Alle im Verlaufe des Wachstums ausgeführten Bewegungen und Drehungen, welche nicht unmittelbar durch den Einfluss besonderer äusserer Verhältnisse hervorgerufen werden, ihre Ursachen also in der eigenen inneren Beschaffenheit der Pflanze finden, bezeichnet man häufig als Nutationen (von nutare, nicken); diese Bezeichnung wird aber auch öfters für alle Wachstumsbewegungen benutzt (im Gegensatz zu den Variationsbewegungen); will man die relative Selbständigkeit der soeben erwähnten Bewegungen betonen, so werden sie besser als spontane Nutationen bezeichnet. Solche Nutationen haben wir bei jungen Blättern in der Knospe: sie wachsen am stärksten an der Unterseite und biegen sich infolgedessen über der Triebspitze zusammen, welcher sie auf diese Weise Schutz gewähren (Fig. 45 und S. 29). Später wächst das Blatt stärker an der Oberseite und krümmt sich dann nach aussen. Wenn die Samen von Erbsen, Bohnen, Senf und vielen anderen Dikotylen auskeimen, so nutiert der junge Trieb: er ist hakenförmig umgebogen (Figuren im 11. Abschnitt); dadurch ist er imstande sich durch etwaige Hindernisse aufwärts zu stemmen, ohne dass die jungen Blätter darunter leiden. Später richtet sich der Trieb von selbst wieder gerade. Ähnlich verhalten sich viele unterirdische Ausläufer (Fig. 120, S. 77) und Sprosse, welche aus der Erde hervorbrechen. Die Spitzen der meisten untersuchten Sprossachsen führen im Verlaufe des Wachstums eine schwache Spiralbewegung (rotierende Nutation) aus, welche selbständig eintritt, und die Wurzeln zeigen in geringerem Grade ein ähnliches Verhalten. Sehr auffällige Nutation lässt sich an jungen wachsenden Ranken beobachten; infolge schnell wechselnder Wachstumsgeschwindigkeit an den verschiedenen Seiten dieser Organe werden bedeutende Krümmungen und Drehungen ausgeführt, welche die Wahrscheinlichkeit, eine Stütze zu finden, wesentlich erhöhen. Die Art und Weise des Wachstums der Schlingpflanzen ist dagegen keine spontane Nutation (vergl. S. 444).

Wachstumsbewegungen, welche als Reaktion auf Änderungen in den äusseren Verhältnissen auftreten, erscheinen meist als Krümmungen. Sehr häufig bringen sie den betreffenden Pflanzenteil in eine bestimmte Stellung zur Richtung der Einwirkung. Derartige Bewegungen nennt man Tropismen (z. B. Geo-, Photo-, Chemotropismus usw., von *τρέπειν*, wenden). „Tropismus“ wird aber auch für die entsprechenden Variationsbewegungen benutzt; man muss also, wenn von einem Tropismus die Rede ist, von Fall zu Fall untersuchen, ob Wachstums- oder Variationsbewegung vorliegt. Bei den Tropismen spricht man, ganz wie bei den taktischen Bewegungen, von positiver oder negativer Richtung, je nachdem die Bewegung gegen den Ausgangspunkt der Einwirkung oder von diesem weg stattfindet. Die Organe können sich auch quer, entweder rechtwinklig oder schräg, zur Richtung

der Einwirkung einstellen; man spricht dann von transversalem Tropismus; während die Hauptachse der verschiedensten Triebe meist negativen Geotropismus und die Hauptwurzel positiven Geotropismus zeigen, haben sowohl Sprossachsen- und Wurzelzweige transversalen Geotropismus, wenn auch in recht verschiedener Weise, wie wir weiter unten des näheren sehen werden, erkennen lassen. In allen diesen Fällen stehen die Bewegungen in bestimmter Abhängigkeit von der Richtung der betreffenden äusseren Einwirkung; die Tropismen werden deshalb auch als Richtungsbewegungen bezeichnet. Änderungen in den äusseren Verhältnissen können aber auch Bewegungen hervorrufen, welche von der Richtung, aus welcher die betreffende äussere Einwirkung kommt, gar nicht beeinflusst werden, ferner gibt es ja viele Fälle, wo die Einwirkungen überhaupt nicht bestimmt gerichtet, sondern ganz diffus sind, wie z. B. allseitige Temperaturänderung. In solchen Fällen, wo die Wachtumsbewegungen allerdings infolge äusserer Einwirkungen hervorgerufen werden, aber mit einer Einfallsrichtung derselben nichts zu tun haben, spricht man von Krümmungsbewegung oder Nastie. Das Wort „Krümmungsbewegung" ist nicht glücklich gewählt, da doch fast alle Bewegungen sich zuerst als Krümmungen zeigen; „Nastie" als Seitenstück zum „Tropismus" wird jetzt viel mehr benutzt. Entsprechend den Zusammensetzungen bei Tropismen spricht man hier von Photo-, Thermo-, Geo-Nastie usw., und die Bezeichnungen Epi- und Hyponastie drücken aus, dass das Wachstum an der Oberseite (bezw. an der Unterseite) des betreffenden Organs ein stärkeres ist. Die Nastien setzen ferner stets eine nicht radiäre Struktur voraus, während die Tropismen sowohl bei radiärer als nicht radiärer, z. B. dorsiventraler Struktur in die Erscheinung treten.

Auch Drehungen um die Längsachse (Torsion) können durch Wachstum zustande kommen, besonders häufig bei dorsiventralen Organen, z. B. Blattstielen und den Stielen zygomorpher Blüten. Diese mitunter als „Strophismen" bezeichneten Bewegungen können sowohl tropistischer als nastischer Natur sein.

B. Variationsbewegungen nennt man die Bewegungen ausgewachsener Pflanzenteile, welche mit Hilfe besonderer Organe ausgeführt werden, die sich durch Veränderungen in den Turgorverhältnissen der Zellen zusammenziehen und wieder ausdehnen, also je nach den Umständen das Volumen variieren können. Auch unter den Variationsbewegungen gibt es einige, welche ohne besondere Veranlassung von aussen, also „aus inneren Ursachen", wenigstens wie es scheint, zustande kommen, wenn die Pflanze sich nur in normalem Zustande befindet. Solche Variationsbewegungen nennt man autonom oder selbständig (spontan). Autonome Variationsbewegungen sind ziemlich allgemein bei Blättern, welche mit einem Gelenk am Spross befestigt sind; bei Oxalis, Kleearten und anderen Leguminosen kann man langsame periodische Stellungsveränderungen der Fiederblättchen beobachten, wenn diese Pflanzen einige Tage lang dauernder Dunkelheit oder andauernder künstlicher Beleuchtung ausgesetzt werden. Unter normalen Beleuchtungsverhältnissen werden die Bewegungen dagegen meist undeutlich, teils weil selbst geringe Schwankungen in der Stärke des Sonnenlichtes einen grossen Einfluss auf die Stellung der Fiederblättchen ausüben,

wie wir später sehen werden, und teils, weil die durch den Wechsel von Tag und Nacht hervorgerufenen Bewegungen, wovon später ebenfalls die Rede sein soll, den autonomen Bewegungen entgegenwirken. Es gibt indessen einzelne Pflanzen, bei denen die selbständigen Bewegungen der Blätter so energisch sind, dass sie auch unter den gewöhnlichen Belichtungsverhältnissen auffällig werden, vor allem anderen die ostindische Leguminose Hedysarum gyrans; die Artbezeichnung (gyrans = kreisend) weist auf die kreisenden oder schwingenden Bewegungen der Fiederblättchen hin.

Die auffälligsten Variationsbewegungen treten indessen als Reaktionen auf besondere Verhältnisse in den Umgebungen der Pflanze zutage, wofür wir im folgenden zahlreiche Beispiele geben. Da viele erwachsene Blätter, soweit sie bewegliche Blattgelenke besitzen, ihre Stellung nach Richtung und Stärke der Beleuchtung, nach der Schwerkraftsrichtung usw. einstellen können, so spricht man bei solchen Variationsbewegungen von Tropismen in gleicher Weise wie bei den Wachstumsbewegungen. Das Wort Strophismus wird auch für Drehung bei Variationsbewegungen bisweilen gebraucht.

285. Abhängigkeit der Bewegungen von äusseren Einwirkungen. Der Klinostat. Alle vitalen Bewegungen, soweit sie sich als Reaktion auf die Einwirkung äusserer Verhältnisse auf die Pflanze auffassen lassen, heissen inducierte Bewegungen im Gegensatz zu den spontanen Nutationen und anderen autonomen Bewegungen. Die inducierten Bewegungen zeigen gewisse gemeinsame Züge, insofern als sie der Pflanze Mittel an die Hand geben, sich in Harmonie mit den wechselnden Verhältnissen ihrer Umgebung zu bringen, günstige äussere Verhältnisse aufzusuchen oder auszunützen und ungünstigen zu entgehen oder Widerstand zu leisten. Die Ansprüche an die Belichtung, Wärme, Nährstoffe, Feuchtigkeits- und andere Verhältnisse sind wechselnd, nicht nur für verschiedene Lebensäusserungen der Pflanze, sondern auch für ein und denselben Pflanzenteil in seinen verschiedenen Entwickelungsstufen. Übereinstimmend damit kann auch der gleiche Pflanzenteil je nach den Umständen ganz verschiedenartige, ja sogar diametral entgegengesetzte Bewegungen als Folge der gleichen äusseren Einwirkung ausführen, wovon weiter unten eingehender die Rede sein soll. Wir sind noch ganz ohne Erklärung für diese Verhältnisse. Mit einem kurzen Ausdruck sagt man, dass die Pflanze oder der Pflanzenteil verschiedenartig gegenüber den betreffenden äusseren Einwirkungen gestimmt sei, und in der Regel ist diese wechselnde „Stimmung“ von augenscheinlichem Nutzen für die Pflanzen. Erst in den letzten fünfzehn Jahren (Pfeffer, Oltmanns und andere) haben wir die Bedeutung dieser verschiedenen Stimmung für ein tieferes Verständnis der Natur der Bewegungen erkannt. Frühere, wenn auch noch so geistvolle und lehrreiche Versuche, die Bewegungen „mechanisch“ als unmittelbare Resultate der Eingriffe äusserer Verhältnisse zu erklären, fallen gegenüber der verschiedenen Stimmung in sich zusammen (vergl. S. 462).

Die äusseren Verhältnisse, welche hier besonders in Betracht kommen, sind Belichtungsverhältnisse, Temperaturverhältnisse, Schwerkraft (bezw. die

Acceleration durch Centrifugalkraft), Feuchtigkeitsverhältnisse, chemische Verhältnisse, mechanische Einwirkung usw. Die Bewegungen, welche die Pflanzen unter der Einwirkung eines oder mehrerer dieser Faktoren ausführen, sind dann der Ausdruck einer Empfindlichkeit oder Sensibilität (Ästhesie) gegenüber diesen Einwirkungen, welche als Reize auf die Pflanze wirken. Durch diese Reize können, je nach der Stimmung der Pflanze (oder des betreffenden Organes) in der Pflanze Kräfte ausgelöst werden, welche die eine oder andere Bewegung ins Werk setzen; diese Bewegung erscheint dann als sichtbare Reaktion auf den Reiz. Die Übereinstimmung mit Reaktionen der Tiere auf Sinneseindrücke ist in Wirklichkeit sehr gross; da man aber bei den Pflanzen keine höhere Sinnescentren kennt, so ist es vielleicht nicht berechtigt, den Ausdruck Sinneseindrücke für die Perception von Einwirkungen von aussen, auf welche die Pflanzen reagieren, zu gebrauchen. An Stelle von Lichtsinn, Wärmesinn usw. spricht man bei den Pflanzen von Photoästhesie (Lichtempfindlichkeit), Thermoästhesie, Geoästhesie (Empfindlichkeit für die Schwerkraft), Hydroästhesie (Empfindlichkeit für Feuchtigkeitsverhältnisse), Chemoästhesie usw. (Czapek). Man hat daher auch die Bewegungserscheinungen nach den einwirkenden Faktoren in photo-, thermo-, geo- usw. ästhetische Bewegungen eingeteilt. In den folgenden Paragraphen folgt die Darstellung dieser Einteilung, welche für den Übersicht die bequemste ist.

Der Klinostat. Die durch Schwerkraft und einseitige Belichtung hervorgerufenen Tropismen sind die auffälligsten Bewegungen. Ohne besondere künstliche Einrichtungen lässt sich die einseitige Wirkung der Schwerkraft, deren Richtung ja unveränderlich gegeben ist, nicht vermeiden, und ebenso wenig — zum mindesten im Laboratoriumsexperiment — die Wirkung einseitiger Belichtung. Durch Züchtung einer Pflanze im Dunklen lässt sich ja wohl die Lichtwirkung völlig ausschliessen; dafür wird aber die Pflanze bald abnorm. Um nun bei belichteten Pflanzen Bewegungen ohne Störung durch die einseitige Einwirkung des Lichtes oder der Schwerkraft beobachten zu können, hat man (nach Sachs) besondere Apparate, Klinostaten, konstruiert, mit Hilfe deren man die Pflanze mit gleichmässiger, geringer Geschwindigkeit ständig um ihre Achse drehen kann (Fig. 413). — Der Klinostat besteht aus einem kräftigen Uhrwerk, welches senkrecht, wagrecht oder schräg gestellt werden kann und in 10—60 Minuten eine Umdrehung ausführen kann. Stellt man die Achse wagrecht, so wird eine Pflanze, welche in der Verlängerung der Achse, wie in Fig. 413, angebracht ist, in der Weise in der Runde gedreht, dass bald die eine, bald die andere Flanke der Pflanze zu unterst resp. zu oberst gehalten wird. Die Pflanze verändert also fortwährend ihre Stellung zur Richtung der Schwerkraft; dieses Verhalten wirkt gerade so, als ob die Schwerkraft selbst jeden Augenblick die Richtung änderte, d. h. die Pflanze wird in allen Richtungen gleich stark beeinflusst und beugt sich daher nicht geotropisch nach oben, sondern wächst geradeaus. — Auf diese Weise also lassen sich geotropische Bewegungen ausschliessen. Wenn nun die Achse senkrecht zur Lichtrichtung steht, so wird in ähnlicher Weise das Licht gerade so wirken, als ob es von allen Seiten senkrecht auf die Pflanze fiele: dadurch werden die phototropischen Bewegungen des Sprosses ausgeschaltet. Steht die Achse mit der Pflanze senkrecht, so wirkt

die Schwerkraft in normaler Weise, dagegen fällt die einseitige Wirkung der Belichtung weg. Dadurch, dass man die Stellung der Achse und die Richtung der Pflanze im Verhältnis zur Achse variiert, kann man auf ver-

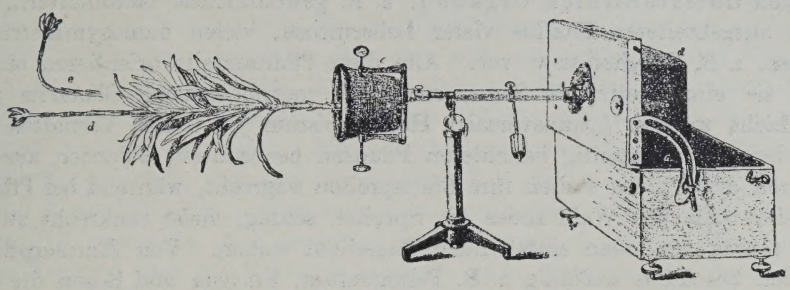


Fig. 413. Pfeffers Klinostat. Der Apparat besteht aus einem Kasten, welcher ein kräftiges Uhrwerk enthält; der Deckel des Kastens lässt sich mitsamt dem Uhrwerk senkrecht, wagrecht und schräg stellen. Das Uhrwerk treibt eine in der Figur wagrecht stehende Achse, welche durch ein Stativ mit Friktionsrollen gestützt wird und einen Halter *c* mit der Topfpflanze *d* trägt: eine Goldlackpflanze, deren Blätter zum Teil entfernt wurden. Die Pflanze wird durch die Achse in Drehung erhalten und wächst infolgedessen gerade aus. Bleibt das Uhrwerk stehen, so krümmt sich der Stengel im Laufe eines Tages aufwärts, wie in *e* angedeutet. Schliesst man den Deckel des Kastens und ersetzt die Achse durch eine Scheibe, so geht die Drehung der Pflanze in senkrechter Stellung vor sich. (Brunchorst.)

schiedene Weise die einseitigen Einwirkungen der Schwerkraft und des Lichtes modificieren resp. aufheben; der Klinostat spielt daher eine sehr grosse Rolle als Hilfsmittel bei Untersuchungen über die tropistischen Bewegungen der Pflanzen. Das bisher Angeführte gilt besonders für radiäre, orthotrope Organe. Dorsiventrale Organe, deren verschiedene Seiten meist verschiedene Empfindlichkeit gegenüber Licht und Schwerkraft besitzen, verhalten sich abweichend. Nastien werden natürlicherweise nicht auf dem Klinostaten aufgehoben.

286. Vom Lichte abhängige Bewegungen (photoästetische Bewegungen). Die Bedeutung des Lichtes für das Pflanzenleben ist ganz besonders gross; infolgedessen haben die Belichtungsverhältnisse einen mächtigen Einfluss auf die Bewegungen. Mit Hilfe dieser letzteren können die Pflanzen teils auf das vorteilhafteste das Licht ausnützen, teils aber auch sich den schädlichen Einwirkungen zu intensiver Belichtung entziehen. Die Lichtwirkungen lassen sich, abgesehen von dem besonderen Einfluss der verschiedenen Strahlen des Spectrums (die am stärksten brechbaren wirken hier am stärksten), auf zwei verschiedene Faktoren, nämlich die Richtung des Lichtes und seine Intensität zurückführen, Der tägliche Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit hat ausserdem eine eigentümliche Wirkung. Hier unterscheiden wir zwischen Bewegungen, welche ausschliesslich durch die Richtung des Lichtes bestimmt sind (phototropische Orientierungsbewegungen), und solchen, welche durch Unterschiede in der Stärke der Beleuchtung bedingt sind (photometrische Bewegungen); und dazu kommen

drittens die sog. Schlafbewegungen, welche in enger Beziehung zu dem periodischen Wechsel von Tag und Nacht stehen.

a. Phototropische Orientierungsbewegungen kommen bei den meisten dorsiventralen Organen, z. B. gewöhnlichen Laubblättern, dem flach ausgebreiteten Thallus vieler Lebermoose, vielen monosymmetrischen Blüten, z. B. Veilchen usw. vor. Alle diese Pflanzenteile orientieren sich so, dass sie eine bestimmte Seite, meist die morphologische Oberseite gegen das Licht wenden („transversaler Heliotropismus"). Dieses Verhalten lässt sich bei vielen einseitig belichteten Pflanzen beobachten; Pflanzen aus dem Inneren des Waldes stellen ihre Blattspreiten wagrecht, während bei Pflanzen aus der Nähe des Waldrandes die Spreiten schräg, meist senkrecht zu dem hier schräg von oben einfallenden Tageslicht stehen. Von Zimmerpflanzen wenden besonders auffällig z. B. Pelargonium, Fuchsia und Rosen die Oberseite der Blätter dem Lichte zu, so dass an der ganzen Pflanze ein stark ausgeprägter Gegensatz zwischen der Licht- und Schattenseite zutage tritt. Dreht man eine solche einseitig belichtete Pflanze um, so biegen oder drehen sich die Blattstiele, soweit sie nicht durch das Alter schon unbeweglich geworden sind, auf dem kürzesten Wege derart um, dass die Oberseiten der Blattspreiten sich wieder zum Lichte wenden; das gleiche gilt für viele andere dorsiventrale Organe. Der Bau der Blätter macht es verständlich, dass die Belichtung dann am günstigsten auf die Ernährungstätigkeit wirken muss, wenn gerade die Oberseite vom Lichte getroffen wird (S. 314); in diesem Falle wird auch intensive Beleuchtung zweifellos am wenigsten Schaden anrichten. Zu diesen Orientierungsbewegungen muss man wohl auch die Erscheinung rechnen, dass mehrere Agaricaceen (z. B. Coprinusarten) ihre Sporen tragenden Sterigmen so einstellen, dass die Sporen in der Richtung vom Lichte weg fortgeschleudert werden. (E. Chr. Hansen).

b. Photometrische Bewegungen. Wenn die Blätter sich so einstellen, dass die Oberseite gegen das Licht wendet, so geschieht das einzig unter dem Einfluss der Richtung des Lichtes; die Winkel aber, welche die Blattspreiten mit der Richtung des Lichtes bilden, sind von der Intensität des Lichtes abhängig. Bei leicht beweglichen Blättern verhält sich der Vorgang folgendermassen: Wenn das Licht hinreichend gedämpft ist, z. B. bei zerstreutem Tageslicht, stellen sich die Blattspreiten senkrecht zur Lichtrichtung (Flächenstellung); sie bieten dann der Beleuchtung die grösstmögliche Fläche dar, und nützen so das schwache Licht in der besten Weise aus. Ist dagegen das Licht intensiv, wie z. B. direktes Sonnenlicht, so stellen sich die Blattspreiten den Sonnenstrahlen beinahe parallel oder nähern sich doch gewöhnlich mehr oder weniger einer solchen Profilstellung. Wie wir sehen, entsprechen diese Bewegungen der ganzen Blattspreite den auf S. 311 angeführten Stellungsveränderungen der Chlorophyllkörper im Inneren der Zelle, und es ist leicht einzusehen, dass das Blatt damit die volle Wirkung des starken Lichtes vermeidet (S. 92 und S. 370). Diese Stellungsveränderungen lassen sich an jugendlichen Sprossen leicht beobachten. Etwa bei Tropaeolum und mehreren Malvaarten folgen die Oberseiten der

Blätter dem Gang der Sonne von Osten nach Westen (sie führen also eine Orientierungsbewegung aus); zu gleicher Zeit aber sieht man, dass die Blattspreiten morgens und abends ungefähr Flächenstellung gegen das Licht einnehmen, am Tage aber, wenn die Sonne scheint, spitze Winkel mit dem einfallenden Licht bilden, sich also der Profilstellung nähern. Am schönsten tritt dies Verhalten bei vielen Pflanzen mit zusammengesetzten Blättern hervor, z. B. Oxalis (Fig. 416), Robinia, Bohnen oder der als Zimmerpflanze viel gezogenen Acacia lophanta. Bei der Robinie beispielsweise liegen die Fiederblättchen zu je zweien, durch bewegliche Blattgelenke am Mittelnerv des Blattes befestigt, einander gegenüber. In zerstreutem Tageslicht sind nun die Fiederblättchen gewöhnlich flach ausgebreitet. Fällt aber direktes Sonnenlicht senkrecht oder ungefähr senkrecht auf die Ebene des Blattes ein, so bewegen sich die Fiederblättchen je nach der Intensität des Lichtes mehr oder weniger nach oben; die Oberseiten der Fiederblattpaare nähern sich einander wie die Blätter beim Schliessen eines Buches. Wenn der Mittelnerv gegen die Sonne hinzeigt, werden die Winkel, welche die Fiederblättchen mit der Lichtrichtung bilden, durch stärkere oder schwächere Windung oder Drehung der Gelenke der einzelnen Fiederblättchen reguliert, so dass das Blatt als Ganzes an eine mehr oder weniger offen eingestellte Jalousie erinnert. An einem Tage mit wechselndem Sonnenschein und Wolken führen die Fiederblättchen unablässig ziemlich bedeutende Stellungsveränderungen aus. Es ist leicht einzusehen, dass die Blätter ihre Beleuchtung durch diese Bewegungen regulieren, welche damit vollkommen die Bezeichnung photometrische (belichtungsregulierende) Bewegungen verdienen.

Sowohl diese Bewegungen als die Orientierungsbewegungen der Blätter werden durch die Stiele oder durch Blattgelenke zwischen Blattspreite und Stiel, oder an dem Grunde des letzteren, ausgeführt. Wohl in den meisten Fällen sind die Blattspreiten allein für das Licht empfindlich. Die Blattspreiten nehmen in diesem Falle die Lichtwirkung auf (sie percipieren) und veranlassen in einer uns noch ganz unbekannten Weise, dass die Blattstiele oder Gelenke die Bewegung ausführen. Die Blätter verschiedener Pflanzenarten sind in Beziehung auf die Lichtintensität sehr verschieden gestimmt.

Schattenpflanzen, wie z. B. Sauerklee, lassen ihre Blattspreiten die Profilstellung schon bei verhältnismässig schwachem Lichte einnehmen, bei welchem viele Arten noch Flächenstellung zeigen würden. Blätter ohne Blattgelenke verlieren mit der Zeit jede Bewegungsfähigkeit. So lange sie noch jung sind, führen sie Wachstumsbewegungen aus, welche den oben erwähnten entsprechen, stellen sich aber schliesslich in die sog. feste Lichtstellung ein, von der auf S. 312 die Rede war.

c. Die phototropischen Bewegungen radiärer orthotroper Organe treten deutlich bei jungen Keimpflanzen, den Fruchthyphen vieler Pilze (z. B. Phycomyces Fig. 10), Sporangienträgern und anderen hervor. Lässt man z. B. einen Senfsamen in der Dunkelheit auf einem feinen Netz,

das über einem Glase Wasser ausgespannt ist, keimen, so wird der junge Trieb senkrecht in die Höhe, die Wurzel senkrecht nach unten wachsen. Belichtet man die Pflanze von einer Seite her, so beugt sich der Trieb während des Wachstums gegen das Licht hin, die Wurzel dagegen fort (Fig. 414). Unter gewöhnlichen Verhältnissen sind die Sprossachsen meist positiv, die Wurzeln im allgemeinen negativ phototropisch. Doch gibt es viele Ausnahmen; so sind Wurzeln in bezug auf ihre Wachstumsrichtung ziemlich oft für Licht ganz unempfindlich und zeigen nicht selten schwach positiven Phototropismus, z. B. bei der Hyazinthe; viele Sprossachsen sind im Tageslicht negativ phototropisch, z. B. Triebe des Epheu (Hedera) und Tropaeolum, sobald sie über die erste Jugend hinaus sind, während sie in früher Jugend bei gleicher Beleuchtung positiv phototropisch sind.

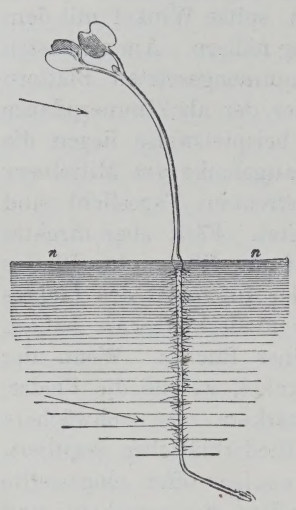


Fig. 414. Heliotropische Krümmung einer in Wasser wachsenden jungen Senfpflanze. Der Pfeil gibt die Richtung des Lichtes an; n—n Oberfläche des Wassers. Schematisiert. (Sachs.)

Man hat zur Erklärung der phototropischen Bewegung radiärer Organe verschiedene Versuche herangezogen. Die älteren Physiologen gingen von der Erkenntnis aus, dass das Licht meist das Längenwachstum hemmt und nahmen an, dass positiv phototropische Wachstumskrümmung dadurch hervorgerufen wird, dass das Wachstum an der gegen das Licht gewandten Seite am stärksten gehemmt wird. Da das Licht indessen das Wachstum auch bei negativ phototropischen Organen herabsetzt, so musste man sich mit ziemlich unwahrscheinlichen Hilfserklärungen behelfen. Sachs und andere betrachten die Lichtrichtung selbst als denjenigen Faktor, welcher den Phototropismus sowohl bei den radiär orthotropen als auch bei den plagiotropen Organen bedingt, und diese Auffassung, welche auch für den negativen Phototropismus keine Schwierigkeit bietet, aber eigentlich unser Verständnis nicht weiter fördert, war schon dadurch ein Fortschritt, dass die verfehlte „mechanische" Erklärung ausgeschaltet wurde (vergl. S. 427). Dass im wesentlichen die Lichtintensitätsverhältnisse die hier besprochenen phototropischen Bewegungen verursachen, ist eine Auffassung, welche von Oltmanns (1892—97) aufgestellt wurde und auch durch ältere Arbeiten gestützt wird (N. J. C. Müller, Guillemin und andere).

Die phototropischen Bewegungen, um welche es sich hier handelt, werden durch Unterschiede in der Intensität der Beleuchtung bedingt; sie dienen zur Regulierung der Beleuchtung und sind unabhängig von der Richtung des Lichtes als solcher. Wir müssen sie also als Hilfsmittel für die betreffenden Pflanzenteile auffassen, um sich, so weit wie möglich, eine ihnen zusagende Beleuchtungsstärke zu verschaffen, während die Orientierung zur Lichtrichtung hier ganz unwesentlich ist. Dass es sich wirklich so verhält, geht aus verschiedenen Untersuchungen hervor. Sowohl der durch die Fig. 415 illustrierte und näher erklärte Versuch, wie auch andere, besonders mit Phycomyces (Oltmanns) angestellte Versuche zeigen, dass radiäre orthotrope Pflanzenteile je nach der Stärke der Beleuchtung negativen Phototropismus, positiven Phototropismus oder auch überhaupt keinen Phototropismus

erkennen lassen. Es zeigte sich ferner deutlich, dass die Lichtrichtung selbst als solche hier keine Bedeutung hat: Die Sprossachse wächst, wenn die Lichtstärke ihr zusagt, gerade aufwärts, gleichgültig woher das Licht kommt. So verhält es sich unzweifelhaft auch in der Natur mit freistehenden Sprossachsen, bei denen die Wachstumsrichtung der Hauptachse gewöhnlich nicht merklich davon beeinflusst wird, dass das Licht bei uns überwiegend von der südlichen Hälfte der Himmelswölbung ausgeht.

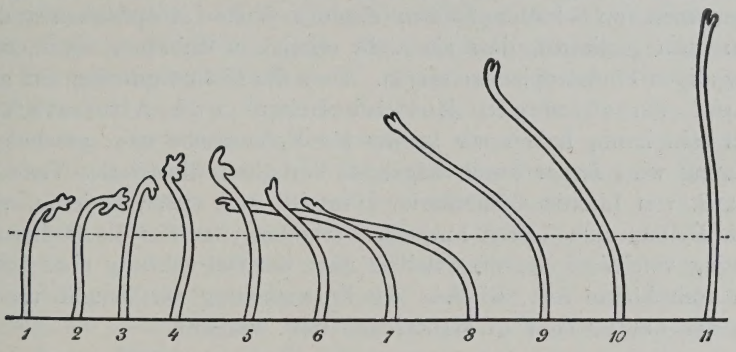


Fig. 415. M. J. C. Müllers heliotropische Versuche, welche die Bedeutung der Lichtintensität zeigen; schematisiert. Die punktierte wagerechte Linie gibt die Höhe der Pflanzen zu Beginn des Versuches an. Die Beleuchtungsintensität nahm von 1—10 stark ab. 11 wurde im Dunkeln gehalten. — Der Versuch wurde in folgender Weise ausgeführt: Müller arbeitete mit Kressekeimpflanzen, welche im Dunkeln herangewachsen waren. Töpfe mit gleichgrossen Pflanzen wurden in einer Reihe in bestimmten Abständen voneinander gestellt und mit Hilfe eines grossen Linsenapparates derartig belichtet, dass die Pflanzen in dem der Lichtquelle nächststehenden Topf, in der Figur mit 1 bezeichnet, konzentriertes, ungefähr vierfach verstärktes Sonnenlicht empfingen. Topf Nr. 2 erhielt etwa dreifach verstärktes Sonnenlicht, 3 und 4 etwas stärkeres resp. etwas schwächeres Licht als das Sonnenlicht. Für die folgenden Töpfe der Reihe wurde die Beleuchtung schwächer und schwächer von ungefähr $^1/_{100}$ des Sonnenlichtes bei Nr. 5 bis $^1/_{50000}$ der Sonnenlichtintensität bei Nr. 10. Nr. 11 bezeichnet eine Pflanze, welche ganz im Dunkeln gehalten wurde. Die schematische Abbildung zeigt das Verhalten der Pflanzen nach Verlauf von 30 Stunden, in denen sie zweimal 6 Stunden lang belichtet wurden. Während Nr. 3 gleichmässig, fast senkrecht weitergewachsen ist (eine Pflanze zwischen 3 und 4 würde zweifellos ganz senkrecht, unabhängig vom Lichte, gewachsen sein), weil sie offenbar gerade die Beleuchtung empfangen hat, deren Intensität ihr am meisten zusagte, sehen wir, dass 1 und 2 sich vom Lichte wegkrümmen; sie erhalten zu viel Licht. Umgekehrt krümmen sich Nr. 4—10 mehr oder weniger stark zur Lichtquelle hin: sie wachsen also zu besser belichteten Stellen hin. Nr. 11, welche im Dunkeln stand, wächst senkrecht nach oben. Dass Pflanzen, welche im Dunkeln oder im schwachen Lichte wachsen, langgestreckt und vergeilt werden, haben wir auf S. 416 besprochen; diese Erscheinung muss natürlich auch hier eintreten.

Eine verschiedene Stimmung gegen das Licht macht sich indessen wie folgt geltend. Je schwächer das Licht ist, welches auf eine wachsende Pflanze einwirkt, desto sensibler wird die Pflanze gegenüber kleinen Unterschieden in der Stärke des Lichtes, desto schneller und stärker krümmt sich der Trieb bei geringen Lichtunterschieden zwischen einer Seite und der anderen. Das gilt jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze; in sehr schwacher Belichtung nimmt die phototropische Krümmung wieder ab. Diese Erscheinung ist auch an der Fig. 415 zu ersehen und stimmt ganz

mit dem Verhalten eigenbeweglicher Organismen überein, von denen weiter unten die Rede ist. Die höhere Lichtstimmung und die daran geknüpfte geringere Sensibilität für kleine Beleuchtungsunterschiede, welche ganz natürlich bei Pflanzen auftreten muss, die sich in starkem Lichte entwickeln (Lichtpflanzen), scheint jedoch in vielen Fällen ein Rassen-Charakter zu sein. Lässt man Samen von bestimmten Lichtpflanzen im Dunkeln keimen, so werden die Keimpflanzen viel weniger sensibel für schwaches Licht als die Abkommen von Schattenpflanzen (Figdor). Viele Lichtpflanzen sind gegen Licht so hoch gestimmt, dass sie nicht einmal in direktem Sommersonnenlicht negativen Phototropismus zeigen. Dass die Lichtstimmung am gleichen Organ auf verschiedenen Entwickelungs- und Altersstufen verschieden sein kann, haben wir bereits für Epheutriebe usw. gesehen; diese Erscheinung wird ferner durch folgendes Verhalten illustriert: Viele Blütenstiele, z. B. von Linaria Cymbalaria, Disandra und vielen anderen, wachsen vor dem Blühen zum Lichte hin, ein Verhalten, das für die Sicherung der Bestäubung von Wert ist; unmittelbar nach der Befruchtung aber krümmen sie sich vom Lichte fort, so dass die Entwickelung der Frucht unter dem Schutze des Laubes oder in Mauerritzen usw. verläuft.

Unmittelbare Beweise dafür, dass diese phototropischen Bewegungen nicht von der Lichtrichtung abhängen, hat man in folgendem sehen wollen: 1. In dem Nachweis (durch eine Reihe älterer französischer Forscher) einer zur Richtung des Lichtes schräg verlaufenden Krümmung, wenn Keimstengel mit einem Sonnespectrum bestrahlt werden: In diesem haben wir von seinem roten bis zum violetten Ende, senkrecht zur scheinbaren Richtung des Lichtes, gleichmässige Übergänge in der Beschaffenheit des Lichtes. Und diese wirken im Verein mit den graduellen Unterschieden in der Lichtstärke, welche zwischen verschiedenen Stellen in grösserer und geringerer Entfernung von der Lichtquelle sich finden. 2. In Oltmanns Versuchen, welche mit gewöhnlichem weissem Sonnenlicht vorgenommen wurden. Um gleichmässige Übergänge in der Lichtstärke auch nach der Seite zu von links nach rechts zu erhalten, wurde als Schirm ein keilförmiger Glasbehälter, dessen Mächtigkeit von links nach rechts zunahm, verwendet; der Glasbehälter war mit einem (durch Zusatz von Tusche) schwach grau gefärbten Gelatinegelee gefüllt. Die phototropische Bewegung war nun in vielen Fällen nach der Seite zu gerichtet. Derartig komplizierte Versuche sind indessen nicht immer vonnöten: Pilzfäden können sich, wenn sie starkem Lichte ausgesetzt werden, nach der Seite zu in den Halbschatten hinter Papierstreifen u. dergl. krümmen. — Elfving hat indessen (1901) hervorgehoben, dass Lichtstärke und Lichtrichtung nicht, wie Oltmanns annimmt, voneinander unabhängig sind, denn jeder Punkt in einem durchsichtigen Medium (Luft, Wasser) empfängt nicht bloss Lichtstrahlen in der geraden Richtung von der Lichtquelle selbst, sondern von vielen Punkten; und eben die in den oben erwähnten Versuchen schräg gerichtete Resultante all dieser Strahlen — also die Hauptrichtung des Lichtes, welches die Pflanze faktisch unter den gegebenen Verhältnissen trifft — ist es, welche den Weg zu stärker oder schwächer belichteten Stellen weist.

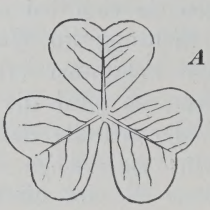
d. Phototaxis. Mit diesem Ausdruck bezeichnet man die durch das Licht hervorgerufenen oder in der Richtung beeinflussten Bewegungen bei Pflanzen mit Eigenbewegung, welche unzweifelhaft in den allermeisten Fällen den Zweck haben, eine passend beleuchtete Lage zu finden. Die betreffenden Organismen bewegen sich zu den Stellen hin, wo ihnen die Beleuchtung am besten zusagt, und fliehen die Stellen, wo sie zu intensiv

belichtet werden oder es zu dunkel finden würden. Diese Verhältnisse sind besonders gut für viele niedere Algen und deren Schwärmsporen, z. B. für Volvox, untersucht. Hält man die eine oder andere Art solcher Mikroorganismen in einer Glasschale mit Wasser, so bewegen sie sich bei einer gewissen mittelstarken Beleuchtung ohne bestimmte Richtung im Wasser umher, welches dadurch einen eigenartigen grünlichen Schimmer erhält. Stellt man die Schale in den Hintergrund des Zimmers, so wird die Beleuchtung zu schwach, und man sieht bald, dass alle oder fast alle sich an der zum Fenster gerichteten Seite der Schale sammeln: sie suchen eben bessere Beleuchtungsverhältnisse auf. Umgekehrt fliehen sie im direkten Sonnenschein das Licht und werden unbeweglich, wenn sie ihm nicht entrinnen können. Auch hier ist ein gewisser, wenn auch nur schwacher Grad von Beleuchtung unerlässlich, um überhaupt die Bewegung zu beeinflussen. Ferner finden wir auch bei Organismen mit Eigenbewegung Beispiele für verschiedene Stimmung gegen das Licht. So sind befruchtete weibliche Schwärmer von Volvox globator auf eine schwächere Beleuchtung gestimmt als die nicht befruchteten; sie werden nämlich bei schwächerer Lichteinwirkung als diese negativ phototaktisch. Auch Temperaturverhältnisse besitzen einen Einfluss auf die Stimmung; so waren bestimmte Algen (Chromulina) bei gleicher Beleuchtung positiv phototaktisch bei etwa 20°, negativ phototaktisch bei 5—6° (Massart).

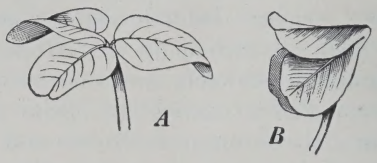
e. Schlafbewegungen (oder nyktitropische Bewegungen, von νύξ Nacht) nennt man die periodischen Bewegungen, welche viele Pflanzenteile in Abhängigkeit vom täglichen Wechsel von Tag und Nacht ausführen. Je nachdem es sich um ausgewachsene oder noch im Wachstum begriffene Organe handelt, unterscheidet man zwischen nyktitropen Variations- und Wachstumsbewegungen. Diese Bewegungen sind nicht Tropismen, sondern, wie leicht einzusehen ist, Nastien (vergl. S. 426); die Bezeichnung Nyktitropismus ist aber nun einmal eingebürgert.

Nyktitrope Variationsbewegungen treten am deutlichsten bei zusammengesetzten Blättern mit gelenkigen Fiederblättchen auf. Diese Fiederblättchen, in vielen Fällen auch das Blatt als solches, nehmen bei Eintritt der Dunkelheit eine andere Stellung, die sogenannte Nachtstellung (Fig. 416 *B*, 417 *B*, 418), ein als diejenige, welche sie am Tage haben, die Tagstellung (Fig. 416 *A*, 417 *A*). In der Tagstellung sind die Fiederblättchen, wie oben angeführt, je nach der Intensität der Beleuchtung mehr oder weniger flach ausgebreitet und das ganze Blatt steht meist frei vom Spross ab; in der Nachtstellung dagegen sind die Fiederblättchen zusammengeklappt oder sie decken sich gegenseitig in charakteristischer Weise; meist stehen sie auf der Kante und zeigen abwärts oder gerade nach oben. Häufig ist das Blatt als Ganzes gegen den Spross hin gekrümmt. Was man landläufig als „Schlaf" der Pflanzen bezeichnet, ist die Nachtstellung, und das eigentümliche Aussehen, welches wir von den Kleefeldern zur Abendzeit und auch z. B. von der verbreiteten Zimmerpflanze Acacia lophanta so wohl kennen, ist nichts anderes als die Nachtstellung. Die Fiederblättchen einiger

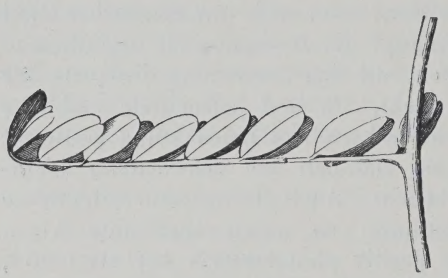
Pflanzen (Fig. 416, 417; Phaseolus, Lupinus, Robinia, Glycyrrhiza, Oxalis u. a.) legen sich nach abwärts, andere dagegen nach oben (Fig. 418; Lathyrus, Vicia, Colutea, Lotus, Marsilia u. a.); bei Mimosa pudica („Sinnespflanze“,



416



417



418

Fig. 416. Blätter von Oxalis Acetosella. *A* ist in Tagstellung bei mildem Licht, von oben gesehen; *B* in Nachtstellung, ebenfalls von oben gesehen. — Fig. 417. Blätter von weissem Klee *(Trifolium repens)*. *A* in Tagstellung; *B* in Nachtstellung; das mittlere Fiederblättchen schliesst sich zur Deckung der Seitenblätter über diesen zusammen. — Fig. 418. Blätter einer Leguminose *(Coronilla rosea)* in Nachtstellung. Die Fiederblättchen sind nach oben gekrümmt. (416 bis 418 nach Darwin.)

Fig. 485) senkt sich das ganze Blatt mit Eintritt der Nachtstellung, die Fiederblättchen erster Ordnung legen sich mit den Spitzen nach vorn und die Fiederblättchen zweiter Ordnung nach vorn und oben, so dass ihre morphologischen Oberseiten einander berühren.

Diese Bewegungen werden ausgeführt durch Veränderungen in der Gewebespannung der Blattgelenkpolster (vergl. S. 452). Dass die Schlafbewegungen in enger Beziehung zu Veränderungen in der Intensität der Beleuchtung stehen, geht daraus hervor, dass z. B. die Nachtstellung schnell eintritt, wenn die Pflanze verdunkelt wird. Indessen sind sie nicht so unmittelbar von der Beleuchtung abhängig, dass man sie ohne weiteres dadurch aufheben könnte, dass man die Pflanze unablässig künstlich beleuchtet oder ständig im Dunkeln hält; selbst dann wechselt Tag- und Nachtstellung in den ersten Tagen ungefähr zu den unter normalen Verhältnissen passenden, „angewöhnten“ Zeiten miteinander ab. Wir müssen diese Erscheinung als eine Nachwirkung, eine Art Gewöhnung an die normale periodische Beleuchtung betrachten. — Die Schlafbewegungen mögen für die Pflanze insofern von Vorteil sein, als die Nachtstellung eine geringere Wärmeausstrahlung bedingt und damit die Pflanze gegen zu starke Abkühlung beschützt (Darwin), oder insofern, als die Nachtstellung unter anderem der Taubildung entgegenwirkt, welche in feuchten Nächten die Transpiration und damit die Stoffwanderung (?) allzu sehr herabsetzen würde (Stahl). Immerhin wissen wir über diesen Punkt nichts Sicheres.

In einigen Fällen (Phaseolus, Lupinus u. a.) hat sich gezeigt, dass die Schlafbewegungen, wenn die Pflanzen auf einem Klinostat derartig angebracht werden, dass die einseitige Wirkung der Schwerkraft aufgehoben wird, trotz ganz normaler Beleuchtungsverhältnisse im Laufe zweier Wochen abnehmen und endlich aufhören.

Hier ist also die Wirkung der Schwerkraft notwendig für das Zustandekommen der Schlafbewegungen („geonyktitrope Bewegungen"). Die Nachtstellung bleibt aus, wenn nicht die Schwerkraft einseitig auf die Blätter einwirkt (Fischer). In den meisten Fällen aber (Mimosa, Klee u. a.) behielten jedoch die Schlafbewegungen ihren normalen Gang trotz mehrwöchentlicher Klinostatbehandlung bei: „Autonyktitrope" Bewegungen. Die Nachtstellung bei den Blättern gewisser Pflanzen ähnelt ganz der Profilstellung, welche die Fiederblättchen in starkem Lichte annehmen, so z. B. bei Oxalis (Fig. 416); man hat daher früher diese beiden aus ganz entgegengesetzten Ursachen stammenden Stellungen zusammengeworfen und für Profilstellung in starkem Lichte den Ausdruck „Mittagsschlaf" gebraucht.

Nyktitrope Wachstumsbewegungen. Blätter ohne Blattpolster zeigen in ihrer Jugend sehr oft Bewegungen, welche durch das Wachstum des Stieles bedingt werden, und so zustande kommen, dass das Wachstum abwechselnd an der Ober- und der Unterseite stärker ist. Sie entsprechen den Schlafbewegungen der mit Gelenken versehenen Blätter und besitzen offenbar die gleiche Bedeutung für die Pflanze. Bei Brassica, Linum u. a. z. B. krümmen sich die jungen Blätter im Laufe des Abends nach oben und in den Morgenstunden wieder abwärts; bei anderen, z. B. Impatiens, krümmen sich die Blätter in der Nacht abwärts usf. Bei älteren Blättern hören diese Bewegungen, wenn der Stiel ausgewachsen ist, und das Blatt seine feste Lichtstellung eingenommen hat, auf. Das periodische Öffnen und Schliessen vieler Blüten und dichter Blütenstände, z. B. vieler Compositen, welches sich zu ziemlich bestimmten, je nach der Art verschiedenen Tageszeiten abspielt, ist meist nur durch Schwankungen in der Beleuchtung bedingt; darauf beruht auch Linnés „Blumenuhr". In den frühen Morgenstunden öffnen sich die Blüten resp. die Blütenstände z. B. bei Flachs, Tragopogon, Leontodon (Fig. 419), Cichoria, Taraxacum; später am Vormittag z. B. bei Anemone, Crocus und Bellis; einige Arten schliessen sich schon wieder vor Mittag, z. B. Taraxacum und Tragopogon, andere (Cichoria) im Laufe des Nachmittags und Bellis erst gegen Abend. Wieder andere Blüten dagegen öffnen sich gerade am Abend, z. B. die Nachtviole (Hesperis) und Nicotiana, welche sich am frühen Morgen wieder schliessen. Auch diese Bewegungen beruhen auf ungleichem Wachstum, in der Regel am Grunde der betreffenden Blätter: die Blüte schliesst sich, wenn das Wachstum am lebhaftesten an der Oberseite ist, sie öffnet sich, wenn das Gegenteil der Fall ist. Diese Bewegungen hören daher auch vollständig auf, wenn die Blüten resp. die Köpfchen ganz ausgewachsen sind. — Blüten, welche sich in vollem Lichte nur ein einziges Mal öffnen und darauf verwelken (ephemere Blüten resp. Köpfchen), können sich in tiefem Schatten längere Zeit frisch halten und zeigen dann periodisches Öffnen und Schliessen, z. B. Lactuca perennis (Oltmanns). Das Licht ist bei solchen Bewegungen nicht immer allein bestimmend, auch Temperaturveränderungen können hier eine wichtige Rolle spielen; bei Adonis

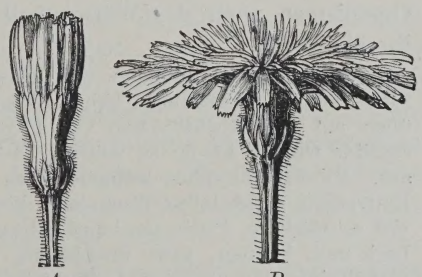


Fig. 419. Blühende Köpfchen von Leontodon hastillis. *A* geschlossen, *B* offen. (Detmer).

Tulipa, Crocus und vielen anderen halten sich die Blüten in der Kälte trotz Beleuchtung geschlossen und öffnen sich erst in der Wärme. Bei teilweise etiolierten, im Dunkeln stehenden Sprossen von Mimosa pudica nehmen die Blätter bei höherer Temperatur (z. B. 25°) Nachtstellung, und bei niederer Temperatur Tagstellung ein (Jost).

287. Durch Temperaturverhältnisse hervorgerufene Bewegungen (thermo-ästhetische Bewegungen). Für alle Bewegungen ist eine Temperatur zwischen bestimmten (bei verschiedenen Bewegungen verschiedenen) Graden eine unerlässliche Bedingung; als unmittelbare Ursache für die Bewegung aber besitzen Temperaturverhältnisse geringere Bedeutung als das Licht. Erwärmt man einen wachsenden Pflanzenteil, z. B. eine Wurzel oder einen Trieb auf der einen Seite stärker als auf der anderen, so lassen sich oft Bewegungen wahrnehmen, welche an die phototropen erinnern. Je nach den Verhältnissen beugt sich das Organ von der Wärmequelle weg oder zu ihr hin (negativer, resp. positiver Thermotropismus); das gilt insbesondere für Wurzeln. Wenn eine Wurzel sich positiv thermotrop krümmt, so geschieht das unter Überwindung der unmittelbaren wachstumbeschleunigenden Wirkung der Wärme, denn sonst müsste ja die Wurzel sich von der Wärmequelle wegkrümmen. Auch bei Organismen mit Eigenbewegung beobachtet man entsprechende thermotaktische Bewegungen. Bringt man z. B. Myxomycetenplasmodien auf ein schmales Stück von feuchtem Filtrierpapier, dessen eines Ende in lauwarmem Wasser, dessen anderes Ende in kaltem Wasser gehalten wird, so wandern die Plasmodien zu dem lauwarmen Wasser hin. Das gleiche finden wir bei vielen andern Organismen mit Eigenbewegung, und für ein Infusorium (Paramaecium Aurelia) beispielsweise ist, unter sonst normalen Verhältnissen, 24—28° die Temperatur, welche ihm am meisten „zusagt". Bei niederen Temperaturen streben die Organismen nach der Wärmequelle zu, bei höheren wenden sie sich von ihr ab.

Nicht nur Strahlungen, welche bei uns Licht- und Wärmeempfindungen hervorrufen, können Bewegungen bei den Pflanzen verursachen. Gewisse Körper, z. B. Eisen, üben auf die Fruchthyphen von Phycomyces nitens, welche als schnellwachsende, sensible Organe häufig zu solchen Untersuchungen benutzt werden, eine Anziehung aus. Die Fruchthyphen krümmen sich während des Wachstums gegen eine in einiger Entfernung aufgestellte Eisenplatte hin (Elfving). Zink und Aluminium haben eine viel schwächere, Platin gar keine Wirkung. Auch gewisse andere Körper, z. B. Papier, Lack usw. können, ganz unabhängig von ihrer Einwirkung auf die Feuchtigkeitsverhältnisse der nächsten Luftschichten, anziehend wirken (vergl. § 288). Belichtet man eine Platinplatte einige Zeit mit vollem Sonnenlichte, so erhält sie, allerdings nur für einen halben Tag, die Fähigkeit, Fruchthyphen anzuziehen, eine Fähigkeit, welche Platin sonst, wie erwähnt, nicht besitzt; Erwärmen von Platin hat keinen Erfolg. Bei Zink dagegen erhöht starkes Erhitzen mit darauffolgender Abkühlung vorübergehend die schwache Anziehungskraft dieses Metalls. Man nimmt an, dass in diesen noch nicht genügend untersuchten Fällen vielleicht eine Strahlung irgend einer Art von dem betreffenden Körper ausgeht und auf die Pflanze wirkt. Errera meint aber, dass hier nur Feuchtigkeitsdifferenzen im Spiele sind.

288. Durch Feuchtigkeitsverhältnisse hervorgerufene Bewegungen. Viele Pflanzenteile sind für Feuchtigkeitsunterschiede sehr empfindlich; die Fruchthyphen vieler Schimmelpilze krümmen sich von dem feuchten Substrat,

aus welchen sie herauswachsen, weg und fliehen in ähnlicher Weise einen aufgehängten feuchten Körper (negativer Hydrotropismus). Wurzeln wachsen meist nach feuchten Körpern zu und von trockeneren Stellen im Erdboden weg (positiver Hydrotropismus). Allzu grosse Feuchtigkeit wirkt jedoch entgegengesetzt. Die hydrotropischen Bewegungen der Wurzeln lassen sich in folgendem Versuch am leichtesten beobachten (Fig. 420). In einem schräg aufgehängten Siebe, dessen Boden aus nicht zu grobfädigem Stramin gebildet wird und welches mit lockerem, feuchtem Sägmehl gefüllt ist, bringt man einige grössere Samen zur Keimung. Das Ganze überdeckt man mit einem grossen Pappdeckel, um störende Luftströmungen und das Licht abzuhalten. Wenn nun die Wurzeln am Boden angelangt sind, so könnte man erwarten, dass sie senkrecht nach unten weiterwachsen, kaum aber treten sie aus dem Straminboden nach unten hervor, so werden sie schon von ungleichartigen Feuchtigkeitsverhältnissen beeinflusst, denn die Luft enthält am meisten Wasserdampf an der Seite der hervorwachsenden Wurzeln, welche dem schrägen Siebboden am nächsten ist. Die Wurzeln krümmen sich daher gegen diesen hin und dringen in die Sägmehlmasse ein. Hier aber sind die Feuchtigkeitsverhältnisse wieder gleichmässig, die Wurzeln wachsen wieder geotropisch nach unten, treten von neuem aus und so fort; sie bewegen sich wie eine Nähnadel wiederholt durch den Stramin ein und aus. Der Versuch gelingt am besten mit Maiswurzeln. Wenn die Luft unter dem Pappfutteral sehr feucht ist, so missglückt der Versuch leicht; ist die Luft gar zu trocken, so leiden die austretenden Wurzeln in kurzer Zeit. Auch mit Hinsicht auf diese Bewegungen können die Teile der Pflanze sehr verschieden gestimmt sein; so fliehen Myxomyceten („negativ-hydrotaktisch") feuchte Luft, wenn sie zur Sporenbildung kommen, während sie auf früheren Entwicklungsstufen gerade Feuchtigkeit aufsuchen (positive Hydrotaxis). (Die hygroskopischen Bewegungen u. dergl. haben ebenso wenig wie das Funktionieren der Spaltöffnungen mit hydrotropischen Erscheinungen zu tun.)

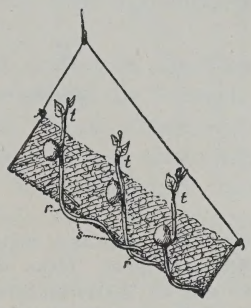


Fig. 420. Durch ungleiche Feuchtigkeit hervorgerufene Krümmungen von Keimpflanzenwurzeln. (Nach Sachs.)

289. Durch chemische Einwirkungen hervorgerufene Bewegungen (chemo-ästhetische Bewegungen). Einseitige Einwirkungen gelöster oder gasförmiger Körper reizen besonders häufig die Pflanzen zu bestimmt gerichteten Bewegungen. Organismen mit Eigenbewegung werden in dieser Beziehung mächtig von den verschiedensten chemischen Verbindungen, sowohl Nährstoffen als auch Giften, Säuren, Salzen, neutralen organischen Körpern usw. beeinflusst; ebenso übt Sauerstoff starken Einfluss aus (Chemotaxis). Die von Sauerstoff abhängigen Bewegungen bezeichnet man oft als Aërotaxis; sie bilden die auffälligste Form der Chemotaxis. Anaërobe Mikroorganismen fliehen selbst Sauerstoff von sehr niederer Spannung (negative Aërotaxis). Aërobe Organismen suchen bei geringerer Sauerstoffzufuhr die sauerstoff-

reicheren Stellen des Erdbodens oder der Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden, auf (positive Aërotaxis); so streben sie meist zum Rande eines mit einem Deckglas bedeckten Tropfens hin (Fig. 421). Da verschiedene Mikroorganismen verschiedene Anforderungen an die Partiärpressung des Sauerstoffs stellen (S. 291), so suchen einige Formen Stellen mit grösserer, andere Formen solche mit geringerer Partiärpressung auf; dadurch kommen sogenannte „Atmungsfiguren" zustande, wie sie in Fig. 421 dargestellt sind. Die erstgenannten von diesen Organismen sind noch positiv aërotaktisch bei einer Partiärpressung, welche die letzteren bereits negativ aërotaktisch macht. Über die Verwendung aërotaktischer Bakterien zu Studien über die Kohlensäureassimilation siehe S. 306.

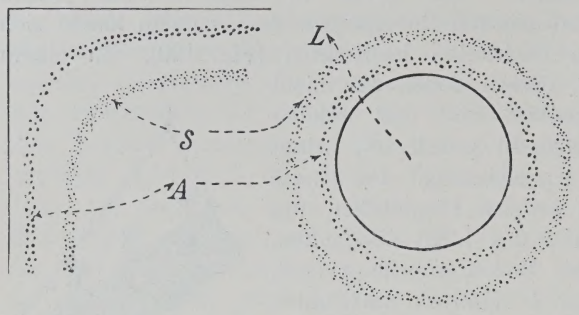


Fig. 421. Aërotaxis zweier verschieden gestimmter aërober Mikroorganismen. Links sieht man die Ecke eines Deckglases, wo sich die Mikroorganismen *A* (Anophrys, ein Infusorium) in der Nähe des Flüssigkeitsrandes, von welchem aus die Luftzufuhr stattfindet, eingestellt haben, während die *S* bezeichneten Bakterien (Spirillen aus Meerwasser) sich in den weniger sauerstoffreichen Teilen der Flüssigkeit halten. Rechts sehen wir das gleiche Verhalten in der Umgebung einer Luftblase, *L* im Präparate. — Die Pfeile in den Figuren gelten nur den Buchstaben. (Massart.)

Anderen gelösten Körpern gegenüber verhalten sich Organismen mit Eigenbewegung wie folgt. In reinem Wasser verteilen sie sich, wenn störende Einflüsse ferngehalten werden, gleichmässig über den Tropfen. Führt man nun ein Kapillarrohr mit einer schwachen Lösung von Zucker, Kalisalzen oder Fleischextrakt in den Tropfen ein, so sammeln sich Bakterien, Infusorien und andere Mikroorganismen an der Mündung des Kapillarrohres an oder sie dringen sogar in das Rohr ein (positive Chemotaxis). Verschiedene Organismen werden von verschiedenen Körpern auch in sehr verschiedenem Grade angezogen. Man kann solche Kapillaren unmittelbar als Fallen für das Einfangen bestimmter Organismen benutzen. Die Samenfäden von Farnen werden besonders stark von Apfelsäure und Apfelsäuresalzen angezogen, die Samenfäden der Moose besonders von Zucker. Dass Bakterien, Mikroorganismen aus dem Tierreiche usw. sich um faulende Materien sammeln, beruht auf Chemotaxis. Bestimmte Körper stossen die Organismen ab (negative Chemotaxis), und Körper, welche in verdünnter Lösung anziehend wirken, werden in starken Concentrationen von den Organismen geflohen. Hierbei macht sich jedoch auch in gewissen Fällen ein osmotischer Reiz geltend, da Organismen mit Eigenbewegung in einer nicht homogenen Flüssigkeit diejenigen Stellen aufsuchen, an denen die osmotischen Verhältnisse ihnen am besten zusagen (Tonotaxis nach Massart).

Die eigenen Abbauprodukte der Organismen wirken abstossend auf diese selbst, können aber andere anziehen. Morphium- und Quecksilbersalze sowie viele andere giftige Stoffe besitzen auf viele Organismen anziehende Wirkung; für diese Bewegung gilt also nicht unbedingte Zweckmässigkeit, ebenso wenig für andere Reaktionen von Tieren und Pflanzen äusseren Einwirkungen gegenüber (Pfeffer). Die chemotaktischen Bewegungen pathogener Bakterien sowie der weissen Blutkörperchen bieten ein sehr bedeutendes medizinisches Interesse.

Auch bei festsitzenden Pflanzen finden wir durch chemische Einflüsse hervorgerufene Bewegungen (Chemotropismus). Hierher gehört die Tatsache, dass wachsende Wurzeln die Stellen im Erdboden zu finden wissen, wo ihnen Nährstoffe in reichem Masse geboten werden; ebenso, dass sie zu den bestdurchlüfteten Stellen des Bodens hinwachsen. Das Wachstum der Pollenschläuche durch den Griffel abwärts wird zum Teil durch chemischen Reiz bestimmt, und zwar wohl besonders durch Zucker und Eiweissstoffe. Viele Pollenschläuche sind negativ aërotrop. Die Wachstumsrichtung der Pilzhyphen wird stark durch die Verteilung der Stoffe in dem betreffenden Nährboden beeinflusst; injiziert man Blätter mit verschiedenen organischen Stoffen und besät sie darauf mit Pilzsporen, so sieht man häufig die jungen Hyphen durch die Spaltöffnungen eindringen (Molisch, Miyoshi).

Zum Teil vielleicht durch chemische Wirkungen bedingt, ist der sog. Galvanotropismus, d. h. die Erscheinung, dass einseitig wirkende Elektrizität Wachstumsbewegungen hervorrufen kann, so dass Pflanzenteile je nach den Umständen, in der Richtung auf den beeinflussenden Faktor zu oder von ihm fort, z. B. auf einen elektrischen Strom zu oder von ihm fort wachsen (Elfving, Brunchorst). Bei Organismen mit Eigenbewegung finden wir ähnliche „galvanotaktische" Bewegungen.

290. Durch Schwerkraftreiz hervorgerufene Bewegungen (geoästhetische Bewegung). Die Schwerkraft wirkt teils rein mechanisch und teils durch Reizung auf die Richtung der Pflanzenorgane ein. Als Beispiel für mechanische Wirkung lässt sich das Herabbeugen von Zweigen bei reich tragenden Obstbäumen und ebenso auch z. B. die aufrechte Stellung von festsitzenden Algen und anderen mehr oder weniger schlaffen Wasserpflanzen im Wasser anführen, deren Stellung oft, aber durchaus nicht immer, auf dem spezifischen Gewicht derselben beruht (Blasentang u. a.). Diese Erscheinungen werden hier bloss angeführt, damit sie nicht mit den Wirkungen des Reizes durch die Schwerkraft auf das Wachstum der Pflanzenorgane verwechselt werden. Auf solchen Wirkungen beruht aber die Erscheinung, dass verschiedene Pflanzenteile bestimmte Richtungen zum Erdradius einnehmen.

a. Das Verhalten orthotroper Achsen. Die Hauptachsen der Sprosse wachsen gewöhnlich senkrecht nach oben; so z. B. Baumstämme und die grosse Masse krautiger Triebe, die aus Rhizomen hervorwachsenden blattragenden Sprosse perennierender Pflanzen, Blütenschäfte, Halme usw., sowie viele Fruchtkörper und Fruchthyphen von Pilzen. Hauptwurzeln dagegen wachsen senkrecht nach unten, z. B. Pfahlwurzeln. Sowohl Triebe als Wurzeln schlagen diese Wachstumsrichtungen mit einer Energie und Kraft ein, welche grosse Schwierigkeiten und Widerstände, ja sogar den

Druck vieler Atmosphären überwinden können (vergl. S. 177). Bringt man eine Pflanze aus ihrer senkrechten Stellung, indem man sie z. B. wagrecht legt, so können die erwachsenen Teile ihre Stellung gewöhnlich nicht mehr verändern, dagegen krümmen sich die noch im Wachstum begriffenen Teile der Sprossachse bald nach oben, negativer Geotropismus, während die jüngsten Teile der Wurzel sich nach unten krümmen, positiver Geotropismus. Während die Wurzeln in Übereinstimmung mit der Kürze ihrer Wachstumszone sich mit ziemlich scharfem Winkel abkrümmen (Fig. 422), können die Triebe gewöhnlich ein viel längeres Stück zur Aufwärtskrümmung verwenden. Dass diese Bewegungen auf einseitiger Einwirkung durch die Schwerkraft beruhen, geht teils daraus hervor, dass sie ebenso gut oder sogar noch besser sich abspielen, wenn alle anderen Bewegungsursachen ausgeschlossen werden, teils und ganz besonders daraus, dass die Krümmugen nicht eintreten, wenn die Pflanze auf einem Klinostaten wagerecht angebracht parallel mit ihrer Längsachse gedreht wird (Fig. 413, S. 429).

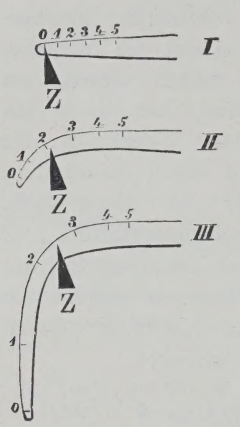


Fig. 422. Geotropische Krümmung bei einer Wurzel von Faba vulgaris. *I.* die Wurzel wagrecht gelegt und mit Tuschmarken in Abstand von je 1 mm versehen. *II.* Nach Verlauf von 7 Stunden ist bereits eine ziemlich starke Krümmung eingetreten. *III.* Nach Verlauf von 23 Stunden weist die Spitze der Wurzeln senkrecht nach abwärts, und das Wachstum wird in dieser Richtung fortgesetzt. *Z* bezeichnet eine Papiermarke, welche auf einer Glasscheibe festgeklebt ist, hinter der die Wurzel in Sägmehl wächst. (Sachs.)

Setzt man eine Pflanze dem Einflusse der Centrifugalkraft aus, z. B. dadurch, dass man sie an einem schnell rotierenden Rade anbringt, so wächst der Trieb gegen den Mittelpunkt der Umdrehung zu, die Wurzel davon weg (Knight 1806). Rotiert das Rad um eine wagrecht stehende Achse, so wird, wie beim Klinostatversuch, die einseitige Wirkung der Schwerkraft aufgehoben, und dann beeinflusst einzig die Richtung der Centrifugalkraft die Pflanze; stellt man dagegen das Rad so ein, dass es sich um eine senkrechte Achse dreht, so stellen sich Wurzeln und Triebe schräg in die Resultante der Schwerkraft und der in diesem Fall verwendeten Centrifugalkraft. Je grösser diese letztere genommen wird — die Schwerkraft ist ja konstant — um so mehr wird sich die Pflanze der wagrechten Stellung nähern. Der Einfluss der Centrifugalkraft ist von ganz der gleichen physikalischen Natur wie der Einfluss der Schwerkraft, und wird sich daher bei der Pflanze in gleicher Weise äussern. Daher kann man durch Centrifugieren mit verschiedener Kraft den Schwerkraftsreiz oder allgemeiner den Accelerationsreiz näher studieren (vergl. S. 459).

Wenn ein Trieb wagrecht gelegt wird, so tritt die geotropische Bewegung schnell ein, und besonders oft wird dann der Trieb zeitweilig über die senkrechte Stellung hinaus geführt und nimmt erst dann wieder eine rückläufige Krümmung oder auch mehrere solche Schwankungen vor, bis endlich die senkrechte Stellung endgültig eingenommen wird. Besonders bei schnell wachsenden Trieben lässt sich dieses Verhalten beobachten, welches zum Teil der

Ausdruck einer Nachwirkung des Schwerkraftsreizes ist (vergl. S. 461). Die orthrotropen Organe werden vom Schwerkraftreiz nicht dann am stärksten beeinflusst, wenn sie wagrecht liegen, also um 90° von der normalen Stellung abweichen, sondern wenn sie in eine Lage gebracht werden, welche ca. 135° vom normalen abweicht: Also Wurzeln, wenn sie schräg nach oben, Triebe, wenn sie schräg nach unten angebracht werden (Elfving, Czapek).

Sogar mehrjährige, baumartige Sprossachsen, deren Längenwachstum abgeschlossen ist, können sich in vielen Fällen noch geotropisch aufwärts krümmen; z. B. Zweige oder Hauptachsen der Buche, der Rosskastanie, mehrerer Nadelhölzer usw. Diese Fähigkeit beruht wohl auf einer Cambialtätigkeit, welche also den bedeutenden Widerstand der ausgewachsenen Teile des Holzkörpers überwinden muss (Frank, Jost u. a.).

b. Stengelknoten. Bei vielen Pflanzen spielen die Knoten oder die sie umgebenden Teile der Blattscheiden eine wichtige Rolle als Bewegungsorgane, namentlich bei geotropischen Krümmungen. Am besten bekannt ist das Verhalten der Gräser. Nur die Knoten (die untersten angeschwollenen Teile der Blattscheiden) sind beweglich. Die Knoten bewahren sehr lange die Fähigkeit weiterzuwachsen, selbst noch wenn die Halme im übrigen ausgewachsen sind. Die Fähigkeit kommt bei der normalen senkrechten Stellung der Halme nicht zur Geltung; werden aber die Halme wagrecht gelegt oder „lagern sie sich", so tritt in kurzer Zeit starkes Wachstum an der unteren Seite des Knotens auf (Fig. 423), während die obere Seite sich verkürzt oder doch nicht weiter wächst. Infolge dieser Tätigkeit richten sich die oberen Teile der Halme auf. Oft können mehrere Knoten an dieser Krümmung teilnehmen; die unteren Partien der Halme bilden dann eine Zickzacklinie. Bei vielen anderen Pflanzen mit hervortretender Gliederung, z. B. Tradescantia-Arten, deren hängende Sprosse deutliche Knotenbildungen zeigen, bleiben die Blattgelenke länger im Wachtum als die angrenzenden Stengelteile, und aus diesem Grunde kann auch nur in den Blattgelenken die geotropische Krümmung der nicht ganz jungen Sprosse bewerkstelligt werden. Sind die Blattgelenke dann ausgewachsen, so können sie nicht von neuem mit Wachstum beginnen; eine solche Erscheinung ist wohl nur von den Gräsern bekannt. — Stengel-Knoten zeigen nur sehr selten die oben erwähnte Krümmung über die senkrechte Stellung hinaus (Kohl). Näheres über das Verhalten der Blattgelenke siehe S. 460.

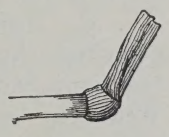


Fig. 423. Ein geotrop gekrümmter Grasknoten. (Sachs.)

c. Plagiotrope, radiäre Organe. Die Verzweigungen des Hauptsprosses und der Hauptwurzel sind, selbst wenn sie radiären Bau besitzen, gewöhnlich nicht positiv oder negativ geotropisch, sondern stellen sich nach bestimmten Winkeln, „Grenzwinkeln", zur Richtung der Schwerkraft ein: Wurzelzweige der ersten Ordnung schräg abwärts (Fig. 35, S. 21), die Zweige der Sprossachse schräg nach oben gerichtet, z. B. sehr schön bei Nadelhölzern. Die Zweige der Sprossachse werden allerdings gewöhnlich stark von den Beleuchtungsverhältnissen beeinflusst, die Wurzelverzweigungen dagegen zeigen meist sehr schön diese rein diageotropen Bewegungen. Sie

sind leicht zu beobachten, wenn die Stellung der Wurzelzweige zur Schwerkraftrichtung gestört wird, z. B. dadurch, dass der Kasten mit der Versuchspflanze schräg gestellt wird, so dass die Zweige auf der einen (rechten) Seite der Wurzel ungefähr wagrecht stehen, während sie auf der anderen (linken) Seite sich der senkrechten Stellung nähern. Die Hauptwurzel, welche nun auch in falsche Stellung gerät, krümmt sich senkrecht nach unten; die Wurzelzweige auf der einen (rechten) Seite krümmen sich nach unten, auf der anderen (linken) Seite schräg zur Seite, bis die charakteristischen Richtungen wieder erreicht sind; darauf setzt sich das Wachstum unverändert fort (Czapek). Nicht in allen Fällen verhalten sich die Wurzelzweige in der eben beschriebenen Weise; manchmal kommt es vor, dass in zu steiler Stellung angebrachte Wurzelzweige sich nicht zurückkrümmen. Wir stehen dann gegenüber der Tatsache, dass diese Wurzelzweige eigentlich positiv geotrop, aber für die Schwerkraft weniger sensibel sind, so dass sie sich damit begnügen, den Grenzwinkel zu erreichen (Elfving). Wurzelverzweigungen höherer Ordnung sind meist gar nicht geotrop. Viele wagrecht kriechende Rhizome und Ausläufer sind echt transversalgeotropisch, d. h. sie wachsen senkrecht zur Schwerkraftrichtung, wenn sie nicht durch andere Einflüsse gestört werden. Bei radiären Organen ist es im übrigen gleichgültig, welche Seite nach oben resp. nach unten steht; es handelt sich bloss darum, dass die Achse in einer bestimmten Richtung zur Schwerkraftrichtung steht.

d. Dorsiventrale Organe wie Blätter und andere flache, ausgebreitete Organe zeigen transversalen Geotropismus, doch ist immer eine bestimmte Seite, meist die morphologische Unterseite nach abwärts gewendet. Wenn ein beblätterter Spross dunkel (damit das Licht den Versuch nicht stört) und in umgekehrter Stellung gehalten wird, so krümmen oder wenden sich die Stiele in vielen Fällen derart, dass sich die Oberseiten der Blattspreiten nach oben wenden.

e. Die sogenannte „rotierende Nutation“ der Schlingpflanzen (S. 105, siehe Figuren) wurde früher als eine autonome Bewegung aufgefasst, daher der irreleitende Name; es hat sich aber gezeigt (Sachs, Noll), dass diese Bewegung rein geotroper Natur ist. Dreht man eine Schlingpflanze auf dem Klinostaten parallel mit ihrer Achse (wie in Fig. 413), so geht nämlich das Wachstum ohne die genannte „Rotation“ vor sich, nur schwächere und ziemlich unregelmässige Nutationen zeigend; und wird die Schlingpflanze auf den Kopf gestellt, so rollen sich die jüngsten Windungen von der Stütze los, die Sprossachse krümmt sich nach oben, und das Winden beginnt aufs neue. Die ganz jungen Triebe, z. B. von Hopfen- oder von Convolvolus-Keimpflanzen stehen aufrecht wie typische orthotrope Organe; bald aber krümmt sich der Trieb transversal, und nun beginnt die Rotation in einer bestimmten Richtung, entweder nach rechts, wie der Zeiger einer wagrecht liegenden Uhr, oder nach links (vergl. S. 106). Der transversale Teil des Triebes ist nämlich jetzt lateral geotropisch, d. h. derartig gegen die Schwerkraft gestimmt, dass die rechte (oder linke) Flanke zum inten-

sivsten Wachstum gereizt wird, nicht aber die Unterseite, wie das bei typischen Hauptachsen der Fall ist. Da das rotierende Stück unten an einem aufrecht stehenden Teil festsitzt, so muss der rotierende Teil des Sprosses aus rein mechanischen Gründen sich um seine eigene Achse winden. Dadurch aber nehmen nacheinander immer neue Teile der Peripherie die Flankenstellung ein, in welcher die Schwerkraft das Wachstum beschleunigt, so dass die Rotation ständig mit erhalten bleibt. Die älteren Teile des Triebes werden in aufsteigender Folge allmählich negativ geotropisch wie typische Sprossachsen und suchen sich daher aufzurichten, so dass die Sprossachse, wie wir auf S. 106 gesehen haben, noch fester an die Stütze angepresst wird, welche die Pflanze im Verlaufe ihrer Rotation umklammert hat.

f. Geotaxis nennen wir die Bewegungen von Organismen mit Eigenbewegung, z. B. von Euglena und anderen, welche in senkrechter Richtung vor sich gehen und durch den Schwerkraftreiz ausgelöst werden (Fr. Schwarz). Entsprechende Bewegungen kennen wir aus dem Tierreiche.

g. Verschiedene geotropische Stimmung. Einzelne Arten scheinen fast gar keine Geoästhesie zu besitzen, z. B. die Mistel (Viscum album), deren Leben als Schmarotzer auf Baumzweigen auch keinen Vorteil aus einer geotropischen Bewegung haben kann, wogegen der starke negative Phototropismus der Keimwurzeln offenbar vorteilhaft ist. Auf verschiedenen Entwickelungsstufen haben gewisse Pflanzenteile sehr verschiedene Stimmung gegenüber dem Schwerkraftsreiz, in ähnlicher Weise, wie wir das für den Heliotropismus gesehen haben. Bei den Schlingpflanzen sind, wie soeben erwähnt, die jüngsten Teile des Triebes lateral geotropisch, die etwas älteren negativ geotropisch. Bei vielen Pflanzen sind die jungen wachsenden Blütenteile oder Blütenstiele in ihren obersten Partien abwärts gekrümmt; an dieser Erscheinung ist nicht etwa das Gewicht der verhältnismässig schweren Blütenknospe schuld, wie das zum Teil der Fall mit aufgeblühten Fuchsien und anderen schlaff herabhängenden Blüten der Fall ist. Im Gegenteil spielen hier meist geotropische Krümmungen die Hauptrolle; z. B. bei Mohnarten (Papaver) ist der untere ältere Teil des Stieles negativ geotropisch, während der obere Teil positiv geotropisch ist, bis die Blüte zur Öffnung gelangt. Dann wird auch der obere Teil des Stieles negativ geotropisch, richtet sich also senkrecht aufwärts (Vöchting u. a.). Durch solche und andere hierher gehörige Bewegungen, welche übrigens auch oft in Beziehung zum Lichte stehen, erfährt die Blüte bei ihrer Entwickelung einen gewissen Schutz und nimmt endlich eine Stellung ein, welche für die Bestäubung der erwachsenen Blüte oder für die Verbreitung des Samens usw. günstig ist. Die Stellung der Organe an der Mutterpflanze hat grossen Einfluss auf die geotropische Stimmung. Die mehr oder weniger schräge Richtung der Spross- und Wurzelzweige ist der Ausdruck einer Korrelation zwischen der Mutterachse und den Zweigen; die Achse wirkt auf das ganze Verhalten der letzteren ein, vorzüglich auch mit Hinsicht auf den von der Schwerkraft ausgeübten Reiz. Wird der senkrecht stehende Gipfeltrieb einer Fichte (Picea) abgeschnitten, so wird auch die Stimmung der obersten Zweige

der Schwerkraft gegenüber verändert: sie krümmen sich nun nach oben, und einer oder zwei von ihnen übernehmen die Rolle des Gipfeltriebes. Bei vielen andern Pflanzen beobachtet man entsprechende, wenn auch nicht immer so auffällige Erscheinungen, besonders sind sie in unzweideutiger Weise bei den Wurzeln nachgewiesen. Schneidet man z. B. den wachsenden Teil der Hauptwurzel einer keimenden Saubohne ab, so wächst einer der äussersten Wurzelzweige, oder auch mehrere, positiv geotropisch senkrecht nach unten. All diese Tatsachen sind ferner Beweise dafür, dass die Pflanze als ein Ganzes reagiert. Von der Perception und der Leitung des geotropischen Reizes wird später die Rede sein.

Auch äussere Verhältnisse können auf die geotropische Stimmung grossen Einfluss haben. Viele, normalerweise wagrecht in der Erde wachsende Wurzelstöcke, z. B. von Adoxa, verändern ihre Wachstumsrichtung, wenn sie auch nur schwach beleuchtet werden. In diesem Falle wachsen sie nämlich schräg oder senkrecht nach unten, eine Tatsache, die indessen nicht unmittelbar durch das Licht verursacht wird, sondern eine Wirkung der Schwerkraft ist (Stahl). Es ist nämlich durch Klinostatversuche festgestellt worden, dass die Stimmung gegenüber der Schwerkraft durch den Einfluss des Lichtes verändert wird: im Dunkeln sind diese Organe transversal geotropisch, im Lichte dagegen eher positiv geotropisch. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei vielen Pflanzen, welche an der Oberfläche der Erde entlang wachsen und sich im Dunkeln aufwärts krümmen.

Die Orientierung der Blätter am Tage wird ausschliesslich vom Lichte beherrscht (S. 430); in ihrer Stellung lässt sich eine Wirkung der Schwerkraft auf ihre Stellung nicht nachweisen. Man kann daher bei bestimmten, dazu geeigneten Pflanzen (Malva) durch Beleuchtung von unten her erreichen, dass die Blattoberseiten sich senkrecht nach unten wenden, also gerade die entgegengesetzte Stellung einnehmen, als die Einwirkung der Schwerkraft fur sich genommen (S. 444) ihnen geben würde. Unter solchen Verhältnissen krümmen sich die Blätter während der ersten Tage infolge des Schwerkraftreizes bei Nacht aufwärts; nach etwa 4—5 Tagen bleiben die Blätter auch während der Nacht in der neuen, durch das Licht verursachten, abwärts gerichteten Stellung (Vöchting). Die Annahme scheint daher unabweislich, dass das Licht eine je nach der Dauer des Versuches periodische oder bleibende Veränderung in der Stimmung der Blätter gegenüber der Schwerkraft bewirkt, welch letztere schliesslich keine Reizwirkung auf die Blätter mehr ausübt. In Paragraph 298 werden andere, hiermit verwandte Erscheinungen näher besprochen; als allgemeine Regel lässt sich aufstellen, dass der Schwerkraftreiz in den meisten Fällen gegen gleichzeitige Reize durch andere Ursachen sehr stark zurücktritt.

291. Durch verschiedene mechanische Einwirkungen verursachte Bewegungen. Eine Reihe von Bewegungen wird durch den Reiz hervorgerufen, welcher durch verschiedene mechanische Einwirkungen, wie Berührung (Druck), Stoss (Erschütterung), Beschädigungen usw. ausgeübt wird.

Hierher gehören einige der auffälligsten Bewegungserscheinungen des Pflanzenreiches.

a. Dauernde Berührung mit festen Körpern verursacht oft Bewegungen bei wachsenden Pflanzenteilen (Kontaktbewegungen, Haptotropismus oder Thigmotropismus). Viele Ranken krümmen sich um die verschiedensten Körper, wie Zweige, Stäbchen usw.; viele kletternde Pflanzen ziehen wesentlichen Vorteil aus dieser Eigenschaft, für welche auf S. 105 ff. verschiedene Beispiele angeführt wurden (Figuren auf S. 107 und 108). Beim Wachstum führen die Ranken, bevor sie noch mit einer Stütze in Berührung gekommen sind, verschiedene Nutationen aus, welche im Ganzen ziemlich unabhängig von äusseren Einflüssen sind; bei diesen Krümmungsbewegungen trifft die Pflanze leicht auf eine Stütze. Im ganz jungen Zustande sind die Ranken für Berührung nicht empfindlich oder sie reagieren doch nicht auffällig darauf; eine Reaktion kann erst dann eintreten, wenn eine bestimmte Entwickelungsstufe erreicht ist, und hört wieder auf, wenn die Ranke ungefähr ausgewachsen ist. Diese Ranken reagieren entweder auf Berührung an allen Seiten (Cobaea, Cissus u. a.) oder nur auf Berührung an einer bestimmten Seite oder Flanke, z. B. der Unterseite bei Arten der Cucurbitaceen. In den Epidermiszellen der Ranken finden sich manchmal, wenn auch nicht immer, eigentümliche Poren, durch welche das Cytoplasma bis in die Nähe der Cuticula gelangt (Fig. 424). Diese „Fühltüpfel", welche von Pfeffer vor zwanzig Jahren entdeckt wurden und in neuerer Zeit durch ausgezeichnete anatomisch-physiologische Untersuchungen von Haberlandt näher studiert sind, dienen offenbar dazu, die Sensibilität für Berührung zu erhöhen. Findet die Ranke keine Stütze, so rollt sie sich langsam zusammen und vertrocknet, oder sie wird als überflüssig abgeworfen. Kann sie aber rechtzeitig eine passende Stütze finden, so tritt ziemlich schnell nach der Berührung eine starke Krümmung ein, neue Teile der Ranke kommen dadurch in Kontakt mit der Stütze und werden ihrerseits gereizt, so dass die Krümmung noch weiter geht. Die Ranke kann auf diese Weise vielfach die Stütze umschlingen. Die berührte Seite wächst viel langsamer als die Partien der entgegengesetzten Seite und verkürzt sich sogar am häufigsten. Jedenfalls werden die beiden Seiten ungleich lang, und da diese Ungleichheit nicht nur an den Berührungsstellen selber, sondern fast über die ganze Ranke hin sich ausbildet (der Reiz wird also weitergeleitet), so muss die Ranke sich natürlich auch an ihren freien Teilen schraubenförmig einrollen und damit die Pflanze energisch an die Stütze heranziehen. (Über die Wendepunkte der Schraube siehe S. 106).

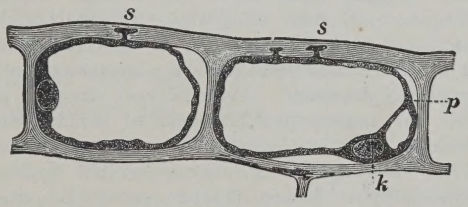


Fig. 424. Längsschnitt durch zwei Epidermiszellen von der sensiblen Flanke einer Gurkenranke. Bei *s* erscheinen nagelförmige Poren in den Aussenwänden; *k* Zellkern; *p* das Cytoplasma, welches sich infolge der Präparation ein wenig zurückgezogen hat. (Pfeffer.)

Es entwickelt sich nun mechanisches Gewebe in ziemlich bedeutendem Massstabe und dadurch wird die Festigkeit der Ranke wesentlich erhöht, während das Aufrollen in Schraubenform federnd wirkt und damit ebenfalls zu besserer Befestigung der Pflanze beiträgt. — Die Ranken können auch durch plötzlichen Temperaturschwankungen und durch verschiedene Gifte (Correns) sowie schwächere elektrische Stösse (Induktionsströme nach Pfeffer) zur Krümmung gereizt werden.

Die auf S. 107 besprochene Entwickelung von Haftscheiden bei vielen Ranken ist ebenfalls eine Folge eines Berührungsreizes. Solche Ranken wachsen oft negativ phototropisch nach der Mauer, dem Baumstamm u. dergl. hin, an welche sich die betreffende Schlingpflanze klammert. Manche von diesen Ranken, z. B. bei Ampelopsis hederacea, können übrigens auch dünne Stützen umwachsen.

Was die Empfindlichkeit der Ranken betrifft, so hat Pfeffer nachgewiesen, dass die Ranken, um durch Kontakt gereizt zu werden, in einer Weise beeinflusst werden müssen, welche ganz den Bedingungen entspricht, durch welche die Gefühlsorgane unserer Haut beeinflusst werden: — 1. Der Druck bei der Berührung muss eine gewisse Stärke haben. Die Ranken einiger Pflanzen sind indessen sehr empfindlich, besonders bei Passiflora virens und gewissen Arten der Cucurbitaceen, z. B. Sicyos. Bei diesen Pflanzen wird eine Ranke sogar schon durch ein Stückchen Faden von nicht mehr als 2 mg Gewicht gereizt. — 2. Der Druck auf nahe beieinander liegende Punkte der Oberfläche der Ranke muss ungleich stark sein. Es dürfen nicht ganz graduelle Übergänge zwischen den Druckstärken an benachbarten berührten Punkten gegeben sein, sondern der Übergang muss mehr oder weniger unvermittelt sein. Und zwar aus dem gleichen Grunde, aus dem wir, wenn wir die Hand in lauwarmes Wasser oder Quecksilber stecken, die Berührung nur an der Oberfläche der Flüssigkeit fühlen, denn nur hier sind die Druckunterschiede an benachbarten Punkten der Haut für innere Hautsinnesapparate genügend. Feste Körper dagegen sind immer so uneben, dass sie von uns auf der ganzen Berührungsfläche gefühlt werden. Ähnlich verhält es sich mit den Ranken: sie werden nur von festen Körpern gereizt, dagegen überhaupt nicht von Flüssigkeiten, also z. B. nicht durch Berührung mit Wasser oder mit reinem Quecksilber. Ebenso bleiben selbst die sensibelsten Ranken unverändert, wenn sie mit einem Stäbchen berührt werden, welches mit einer gelatinösen Schicht (10—15 % Gelatine) überzogen ist, selbst wenn die Gelatine schon ziemlich fest ist. Denn die Gelatine schmiegt sich bei der Berührung so gleichmässig an die Ranke, dass an keiner Stelle, auch nicht an der Grenze der berührenden Fläche, die Unterschiede in der Druckstärke an benachbarten Punkten gross genug sind. Hier liegt also ein quantitativer Unterschied zwischen den Ranken und unserer Haut vor, welch letztere für Einwirkungen dieser Art empfindlicher ist. Streut man dagegen ein noch so feines Pulver auf die Gelatine, so wird die Ranke sofort gereizt. — 3. Die Berührung darf nicht rein statisch, unveränderlich sein, sondern sie muss in kleinen Stössen erfolgen. Ein stabiler Zustand äussert keine Wirkung: stellt man die Pflanze gegen Erschütterungen geschützt und durch eine Glasglocke vor Luftströmungen bewahrt, so krümmen sich die Ranken bei Berührung nicht. — Weiteres über die Perception und Reizwirkungen bei den Ranken in den Paragraphen 295 und 300.

Auch andere Pflanzenteile, besonders junge Wurzeln, reagieren mehr oder weniger auf andauernde Berührung. Aus dieser Fähigkeit erklärt sich zum Teil die Tatsache, dass Pflanzenteile oft fremde Körper umwachsen können. Wurzelhaare krümmen sich um feine Sandkörner und andere Erdpartikelchen, wobei sich indessen auch chemotropische Krümmung geltend machen kann (Fig. 146, S. 99). Klebt man an die Spitze einer erwachsenen

Wurzel Papierstückchen oder dergleichen auf, oder beschädigt man die Spitze einseitig, so kann die Wurzel dadurch zu verschiedenen Krümmungen oder Drehungen gereizt werden („Darwinsche Krümmung"). Zu den Kontaktbewegungen gehören unter anderem auch die auf S. 336 erwähnten Bewegungen der Droserahaare, welche eintreten, wenn die Köpfchen der Haare mit festen Körpern berührt und ganz besonders wenn sie durch gewisse Chemikalien gereizt werden.

b. Strömendes Wasser übt eine eigentümliche Wirkung aus (Fig. 425). Wachsende Wurzeln, welche in strömendes Wasser gebracht oder in senkrechter Stellung durch Wasser mit nicht allzu geringer Geschwindigkeit geführt werden, krümmen sich sehr oft gegen den Strom (positiver Rheotropismus, nach Jönsson). Bei niederer Temperatur beobachtet man indessen oft negative Krümmung (Berg). Vielleicht beruht der Rheotropismus auf dem durch die Wasserströmung ausgeübten Druck und hat dann Ähnlichkeit mit den Kontaktbewegungen. Über die Empfindlichkeit bei dieser Erscheinung siehe S. 456.

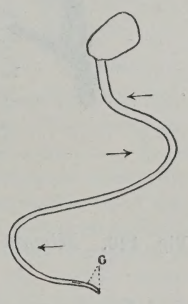
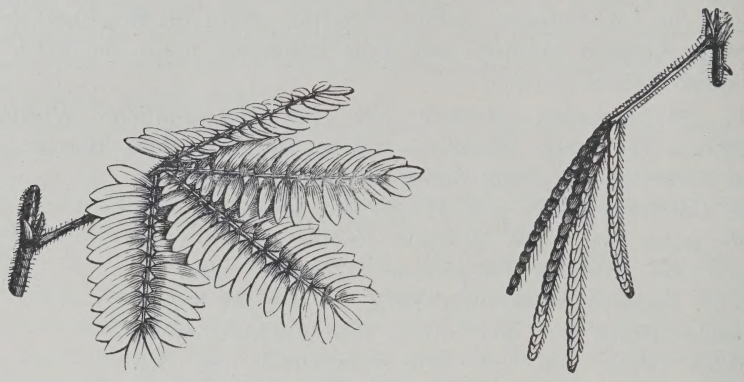


Fig. 425. Positiv rheotropische Krümmungen der Wurzel einer Maiskeimpflanze, welche während des Wachstums der Einwirkung strömenden Wassers ausgesetzt war. Die Pfeile geben die wechselnden Richtungen des Wasserstromes an. Bei *G* ist eine geotropische Krümmung der Wurzelspitze bemerkbar. (Berg.)

Stoss oder Erschütterung verursacht auffällige, schnelle Bewegungen bei vielen Pflanzenorganen; die betreffenden Pflanzen werden allgemein als „sensitiv" oder als „Sinnespflanzen" bezeichnet. Solche sensitive Laubblätter zeigen ebenfalls ausgesprochene Schlafbewegungen. Von den hierher gehörenden Pflanzen ist Mimosa pudica die berühmteste und am besten bekannt (Fig. 426). Auf einen leisen Stoss, auf eine leichte Berührung, einen elektrischen Stoss, oft auch bloss auf eine unvermittelte Beleuchtungs- oder Temperaturänderung hin nehmen die Blätter plötzlich eine Stellung ein, welche der „Nachtstellung" sehr ähnelt: die Fiederblättchen zweiter Ordnung klappen sich zuerst zusammen, darauf krümmen sich die Fiederblätter erster Ordnung ein und das ganze Blatt senkt sich. Nach Verlauf einiger Zeit wird die normale Tagstellung wieder eingenommen. Die plötzlichen Bewegungen des Blattes spielen sich mit Hilfe von Gelenkpolstern am Grunde der Fiederblättchen erster und zweiter Ordnung, und für das ganze Blatt mit Hilfe des Polsters an seinem Grunde ab (vergl. Fig. 429, S. 452). Auf Stossreize erschlafft die eine Seite dieser Blattpolster plötzlich, der Turgor nimmt dadurch stark ab, dass Flüssigkeit aus den Zellen dieser Region austritt. Durchschneidet man hier ein grösseres Blattpolster, so tritt sofort Flüssigkeit aus. In den grossen Blattpolstern des Mimosablattes zwischen Blattstiel und Spross ist es die Unterseite, welche plötzlich erschlafft; die Oberseite, welche dauernd turgescent bleibt, drückt dann natürlich das Blatt abwärts. Im Gegensatz dazu erschlaffen bei den Fiederblättchen zweiter Ordnung gerade die Oberseiten, und diese Blättchen klappen sich dann nach oben zusammen.

Mimosenblätter in Nachtstellung reagieren ebenfalls auf Reiz; das Blatt senkt sich dann plötzlich noch tiefer herab, woraus deutlich hervorgeht, dass die Nachtstellung und der durch Stossreiz hervorgerufene Zustand nicht



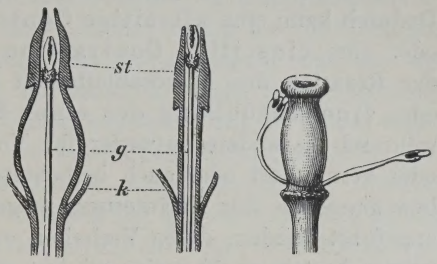
A *B*

Fig. 426. *Mimosa pudica.* *A* ein Blatt in Tagstellung; *B* ein anderes Blatt, durch Stoss gereizt. (Duchartre.)

identisch sind. Wird ein Mimosablatt stark gereizt, so schliessen und senken sich auch die in der Nähe sitzenden und mit der Zeit sogar alle Blätter der ganzen Pflanze, also wieder ein Beispiel für Reizleitung. Ähnlich wie Mimosa verhält sich die tropische Oxalidacee Biophytum sensitivum u. a.

Auch andere Pflanzenteile, besonders Staubgefässe und Staubwege zeigen solche plötzliche Variationsbewegungen, z. B. die Narbenlappen bei Mimulus und Martynia; besonders aber viele Staubfäden. Die Staubfäden der Kornblume (Centaurea Cyanus) und mehrerer anderer Compositen verkürzen sich plötzlich, wenn sie gereizt werden; der unbewegliche Griffel fegt dann mit seinem angeschwollenen behaarten obersten Teil die losen Pollenkörper aus dem von den zusammengewachsenen Antheren gebildeten Rohr heraus (Fig. 427). Die Staubfäden der Berberisarten krümmen sich auf Berührung mit schlagender Bewegung schnell über die Stempelnarbe hin (Fig. 428) und in vielen anderen Blüten kann man ähnliche Bewegungen beobachten, welche sämtlich grössere oder geringere Bedeutung für die günstigste Bestäubung der Blüten besitzen. Alle diese Bewegungen beruhen ebenfalls auf plötzlicher Erschlaffung bestimmter Gewebe. Nach einiger Zeit wird die ursprüngliche Stellung wieder angenommen und das Organ ist dann für neuen Reiz empfänglich. Auch bei gewissen insektenfressenden Pflanzen kommen derartige plötzliche Bewegungen vor, z. B. bei der sog. Fliegenfalle (Dionaea, Fig. 372, S. 337). — Die Grenze zwischen Stossreiz und Berührungsreiz ist keineswegs scharf zu ziehen. So gibt Macfarlane an, dass die Blätter von Dionaea nicht reagieren, wenn die reizbaren Haare bloss einen einzelnen leichten Stoss empfangen; es müssen wenigstens zwei solche Stösse mit einem bestimmten zeitlichen Zwischenraum aufeinander folgen, und erst durch Summation der Reizungen durch mehrere kleine Stösse wird die maximale Wirkung erreicht.

Bei Drosera, deren Drüsenhaare (Fig. 263 und 264, S. 212) nach allgemeiner Angabe für Berührung empfindlich sind, genügen zwei einzelne kleine Stösse zur Reizung. Auch das Verhalten der Ranken zeigt die grosse Ähnlichkeit zwischen Berührungs- und Stossreiz. Erschütterungsreiz kommt indessen hier nicht in Betracht. Dass die Bewegungen bei den Staubfäden von Parietaria, den Früchten von Impatiens und ähnlichen, rein physikalische Bewegungen sind, haben wir auf S. 423 gesehen.



427 428

Fig. 427. Schematische Darstellung der Blüte von Centaurea. *k* der unterste Teil der Krone; *g* der Griffel; *st* die Antherenröhre. In *A* sind die bogenförmig gekrümmten Staubfäden in ungereiztem Zustande dargestellt. In *B* sind sie gereizt; sie haben sich bedeutend verkürzt, gerade gestreckt und haben die Antherenröhre über den obersten Teil des Griffels herabgezogen. — Fig. 428. Der Fruchtknoten einer Berberisblüte mit zwei Staubfäden; der Staubfaden links ist gereizt, der Staubfaden zur Rechten ist nicht gereizt. (Cohn.)

292. Eigenrichtung der Pflanzenorgane. Im Zusammenhang mit den Wachstumsbewegungen muss auch die sogen. Eigenrichtung (Autotropismus) der Pflanzenteile behandelt werden. Man versteht darunter die Erscheinung, dass sich die Pflanzenteile, wenn sie nicht von aussen zum Wachstum in bestimmten Richtungen gereizt werden, sich in bestimmten, in der Organisation selbst gegebenen Richtungen entwickeln. So wachsen orthotrope Hauptachsen geradlinig in der Verlängerung der von den älteren Teilen eingenommenen normalen Richtung und von dieser bestimmt weiter. Die meisten stellen sich unter bestimmte Winkel zum Mutterorgane ein, selbst wenn alle äusseren richtenden Einwirkungen ausgeschlossen werden, also z. B., wenn die Pflanze auf einem Klinostaten gezogen wird. Hierher gehört auch die Erscheinung, dass viele Blütenstiele in ganz bestimmter Weise radiär von der Mutterachse wegwachsen. Diese letztere wird von den Blüten gewissermassen gemieden. Ähnliches scheint für Wurzelzweige zu gelten (Noll). Die Eigenrichtung zeigt sich auch darin, dass ein Pflanzenteil, welcher durch einseitige Beeinflussung durch die eine oder andere Kraft eine Krümmungsbewegung begonnen hat, sich wieder streckt, wenn die einseitige Einwirkung aufgehoben wird. So streckt sich eine Keimwurzel oder eine junge Sprossachse, welche eine geo- oder phototropische Krümmung eingeschlagen hat, dann aber mit Hilfe des Klinostaten der einseitigen Einwirkung entzogen wird, nach einiger Zeit wieder gerade aus. Die Eigenrichtung gehört im übrigen wohl zu den Wachstumscorrelationen.

293. Die Mechanik der vitalen Bewegungen ist nur in den gröberen Zügen und auch da nur unvollständig bekannt. Man kann hier Variations- und Wachstumsbewegungen für sich betrachten. Das Verhalten von Organismen mit Eigenbewegung müssen wir hier mit dem Bemerken übergehen, dass Formveränderungen beim Protoplasma zweifellos in ähnlicher Weise, wie wir es für die Muskeln der Tiere annehmen, Hand in Hand mit chemischen Veränderungen gehen.

Variationsbewegungen spielen sich in der Weise ab, dass die Organe, welche die Bewegung selbst ausführen, ihre Gewebespannung durch Veränderungen im Turgor der betreffenden, wirksamen Zellen verändern. Dadurch kann eine allseitige Contraction (z. B. Staubfäden bei Centaurea) oder eine einseitige Contraction (z. B. Unterseite des Blattpolsters bei der Reaktion des Mimosablatts auf Stossreiz, Berberis-Staubfäden u. ähnl.) oder eine Ausdehung der einen Seite des Organes zustande kommen, während die andere entweder ihr Volumen in geringerem Grade vergrössert oder vermindert oder auch beibehalten kann (z. B. nyktitropische Variationsbewegungen). Zur Erläuterung mögen die beweglichen grossen Blattpolster angeführt werden, deren Verhalten am besten untersucht ist. Solche Blattpolster bestehend überwiegend aus saftreichen Parenchymzellen, welche zum Teil collenchymatisch verdickt sind; die inneren Schichten des Parenchyms werden von vielen Luftkanälen durchzogen, während die äusseren Schichten ebenso wie die Epidermis klar und durchsichtig sind. Die Gefässbündelstränge laufen zu einem einzigen, von Collenchym umgebenen Strang vereint durch die Mitte des Kissens (Fig. 429); bei dieser Anordnung bilden sie kein Hindernis für die Bewegung (vergl. S. 230). Durch den Turgor der Zellen ist das Blattpolster steif und elastisch und wohl imstande, das Gewicht der Spreite zu tragen; wird das Blatt mit einem Gewicht belastet, so wird der Turgor besonders an der Unterseite des Polsters erhöht. Die Variationsbewegungen können nun auf zweierlei Weise geschehen: 1. Durch eine plötzliche, mehr oder weniger weitgehende Erschlaffung in der einen Seite des Polsters, wie wir es oben bei den plötzlichen Bewegungen der Mimose gesehen haben. Die elektrischen Erscheinungen (Burdon Sanderson) und die Wärmeentwickelung usw. (P. Bert), welche derartige plötzliche Variationsbewegungen begleiten, zeigen auffallende Analogien mit dem Verhalten der Muskeln bei der Contraction. 2. Die Bewegung wird durch langsame Schwankungen in der Stärke des Turgors an zwei einander entgegengesetzten Seiten des Polsters ausgeführt. Hierher gehören die periodischen Variationsbewegungen: die autonomen Variationsbewegungen und die Schlafbewegungen. Beim „Schlaf" der Mimose senkt sich das Blatt entweder dadurch, dass der Turgor in allen Zellen des Gelenks, besonders stark aber an der Oberseite, nach und nach erhöht wird (Pfeffers Auffassung) oder dadurch (nach Schwendener), dass der Turgor an der Unterseite abnimmt und an der Oberseite steigt. Diese letztere gewinnt auf jeden Fall zum Schlusse die Oberhand, dehnt sich am stärksten aus und drückt daher das Blatt langsam nach unten. Im Verlaufe der Nacht aber, besonders gegen Morgen, ändert sich der Turgor und damit auch die

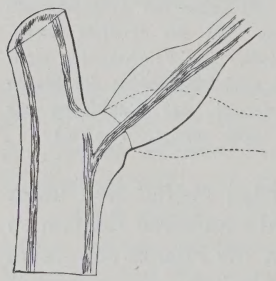


Fig. 429. Längsschnitt durch den Grund des Blattstiels und den Stengel von Mimosa pudica; etwas schematisiert. Die Gefässbündel laufen gesammelt durch die Mitte des Blattpolsters. Die Nachtstellung ist durch punktierte Linien angedeutet. (Sachs.)

Gewebespannung wieder in entgegengesetzter Richtung; das Blatt richtet sich langsam wieder zur Tagstellung auf. Ganz entsprechende Vorgänge spielen sich bei den Fiederblättchen ab. Die eigentlichen Ursachen für diese periodischen Schwankungen im Turgor kennen wir nicht, ebenso wenig wie die Ursachen der lokalen Turgorveränderungen, welche die Krümmungen oder gar die Drehungen in den Gelenken bedingen, auf denen z. B. die phototropischen Variationsbewegungen beruhen (S. 431). Möglicherweise handelt es sich dabei auch um zeitweilige Veränderungen in der Beschaffenheit der Zellwände usw. Es ist nicht ausgeschlossen, dass verschiedene Arten das gleiche Resultat mit verschiedenen Mitteln erreichen, so dass das hier gegebene Schema zu eng ist. — Einige Physiologen (Gardiner u. a.) vermuten aktive Contraction und Ausstossen von Wasser durch das Protoplasma, in dessen zarter Beschaffenheit kein absoluter Beweis gegen die Richtigkeit einer solchen Auffassung liegt.

Die Mechanik der Wachstumsbewegungen ist zweifellos sehr compliciert und wird in verschiedenen Fällen verschieden zu erklären sein; so ist die Mechanik der spontanen Nutationen eine andere als die der Tropismen (Mac Dougal). Hier können wir nur einige wenige Beispiele näher betrachten. Das Öffnen und Schliessen der Blüten sowie die Schlafbewegungen der blattpolsterlosen, noch wachsenden Blätter scheint von vornherein an Wachstum verknüpft zu sein. So steht es wohl auch (nach Fitting) mit den Kontaktbewegungen der Ranken, wo man früher die Auffassung hegte, dass Turgordifferenzen die Bewegungen einleiteten. Das nimmt man noch für die photo-, geo-, hydrotropischen und ähnlichen Wachstumsbewegungen an. Zu Beginn des Phänomens kann man bei diesen meist die Krümmung durch Plasmolyse aufheben (S. 177); es kann also eine Wachstumserscheinung wohl nicht für sich allein der Faktor, welcher die Bewegung einleitet, sein, sondern die Bewegung muss ursprünglich durch Spannungsänderungen im Pflanzenorgan hervorgebracht werden. Dabei kann ungleiche osmotische Energie oder ein Unterschied in der Streckbarkeit und Elastizität der Wände von Bedeutung sein. Bei einzelligen Pflanzenorganen, wie z. B. bei Phycomyceshyphen (Fig. 10, S. 9), kann ungleiche osmotische Energie selbstverständlich nicht in Betracht kommen; dagegen wird die Wand (verhältnismässig oder absolut) streckbarer und vielleicht weniger elastisch an der Seite, welche konvex werden soll, und wird dadurch stärker ausgedehnt. Dadurch wird eine Krümmung eingeleitet, welche Wirkung jedoch schnell durch Wachstum fixiert wird. Für vielzellige Pflanzenorgane ist nachgewiesen (Kraus, Kohl u. a.), dass der Turgor merklich an der Seite der Sprosse und Wurzeln erhöht wird, welche konkav werden sollen; ferner ist nachgewiesen, dass diese Seite gleichzeitig bedeutend verkürzt wird. Wir müssen daher annehmen, dass diese Verkürzung beim Eintritt der Krümmung wirksam ist. Für die Kontaktbewegungen der Ranken ist eine Kürzung der Konkavseite sicher nachgewiesen, aber als passive Erscheinung zu deuten (Mac Dougal, Fitting). Da die krümmungsfähigen Teile von Sprossen und Wurzeln gewöhnlich stark wachsen, so bleibt eine Verkürzung der Konkavseite meist aus, so

dass sie hier bloss insoweit zutage tritt, als die Konkavseite viel schwächer wächst als die Konvexseite. Dass die Zellen der Konkavseite bei der Verkürzung ihre Form verändern (von oval bis etwa kugelförmig) und somit breiter werden, ist für Ranken nachgewiesen. Wir müssen, soweit aus den oft widersprechenden Untersuchungen (Sachs, de Vries, Kohl, Noll u. a.) hervorgeht, jedenfalls annehmen, dass alle diese Bewegungen mit einer Änderung in der Dehnbarkeit der Zellwand eingeleitet werden, welche demnach den wichtigsten Faktor für die Ausführung der Wachstumsbewegungen darstellte. Selbstverständlich steht dabei die Zellwand unter der Einwirkung des Protoplasmas. — Während die Zellwände in den normalen, nicht gereizten Partien in der Längsrichtung des ganzen Organes am stärksten dehnbar sind, weshalb das Organ also durch Plasmolyse verkürzt wird (Fig. 220, S. 178), so werden die Wände an der Konkavseite des gereizten Pflanzenteils nach Kohls Auffassung am dehnbarsten in querer (radialer oder tangentialer) Richtung und verändern daher ihre Form. Bei steigendem lokalen Turgor werden die Zellen noch stärker verkürzt. Diese Erscheinung ist durchaus nicht einzig in ihrer Art, sondern entspricht der Mitwirkung des Wurzelparenchyms bei der auf S. 27 und S. 83 besprochenen Wurzelverkürzung. Werden nämlich die Wurzelteile nach und nach erwachsen, so wird die Dehnbarkeit der Wände der Parenchymzellen eben in der Art verändert, wie wir es vorhin für die „Konkavseite“ gesehen haben. (Bei den verkorkten Zellwänden der Wurzeln kann natürlich dieser Fall nicht eintreten; es bilden sich dann an der Aussenseite quer verlaufende Runzeln und z. B. in der Endodermis „Casparysche Punkte“ S. 252.)

Im Verlaufe der Wachstumsbewegung können, wie übrigens bei jedem Wachstum, sehr bedeutende Kräfte zur Äusserung kommen. So hat Pfeffer gefunden, dass Grasknoten bei ihrer Krümmung einen Druck von 21—25 Atmosphären überwinden können. Die ältere, von Knight, Hofmeister u. a. vertretene Anschauung, dass z. B. das abwärts gerichtete Wachstum der Wurzeln durch die plastische Nachgiebigkeit des zarten Vegetationspunktes gegenüber der mechanischen Wirkung der Schwerkraft bedingt würde, wurde schon längst dadurch widerlegt, dass die Wurzeln in Quecksilber nach abwärts wachsen können (Pinot, 1829). Von Zeit zu Zeit treten immer wieder verwandte Auffassungen auf als Reste einer aus früheren Zeiten stammenden „rein mechanischen“ Auffassung des Pflanzenlebens im Gegensatz zum Tierleben.

Wachstumsbewegungen werden natürlich nur in den wachsenden Partien der Organe ausgeführt, und Krümmungen lassen sich gewöhnlich am frühesten an den Stellen beobachten, an denen das Längenwachstum am stärksten ist. Die stärkste bleibende Krümmung aber findet man meist an der Grenze der Teile, welche zu Anfang der Bewegung bereits ausgewachsen waren.

294. Wir müssen die vitalen Bewegungen als Reaktion auf Reize auffassen, welche meist von aussen an die Pflanze herantreten. Wenn äussere Faktoren Bewegungen hervorrufen sollen, so gehört dazu immer zweierlei, nämlich erstens, dass die Pflanze überhaupt gereizt werden kann, also empfindlich für die äussere Einwirkung ist, und zweitens, dass der Pflanzenteil unter den gegebenen Verhältnissen beweglich ist. Wenn Bewegung unter Verhältnissen ausbleibt, welche normalerweise Bewegung hervorrufen, so ist es nicht immer leicht zu entscheiden, ob Mangel an Reizbarkeit, an Beweglichkeit oder gar Mangel an beiden daran Schuld ist. Jedenfalls muss aber die Reaktion, also die Bewegung selbst, welche durch die eigene Tätigkeit der Pflanze zur Ausführung kommt, scharf von den mehr unmittelbaren Wirkungen des betreffenden äusseren Faktoren, dem

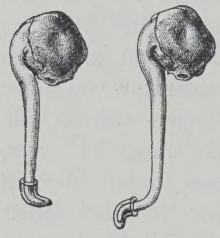
Reiz, geschieden werden. Wir werden im nächsten Paragraphen sehen, dass diese Trennung sich in vielen Fällen leicht durchführen lässt. Hier erwähnen wir nur einige allgemeinere äussere Bedingungen, ohne welche Bewegungen überhaupt nicht eintreten. Freier Sauerstoff ist ebenso wie für das Wachstum, so auch für die meisten vitalen Bewegungen bei aëroben Pflanzen unerlässlich; doch ist oft nur ein erstaunlich geringes Quantum von Sauerstoff vonnöten, und die Cytoplasmabewegungen von Nitella beispielsweise scheinen sogar ohne Gegenwart von Sauerstoff vor sich zu gehen. Über die Bewegungen bei der Kernteilung siehe S. 132. — Verschiedene Bewegungen und verschiedene Arten verhalten sich verschieden. Drüsenhaare von Drosera führen Kontaktbewegungen im sauerstofffreien Raum aus, während Ranken (Passiflora u. a.) 2—4 % der normalen Sauerstoffspannung der Atmosphäre verlangen. Einige Keimpflanzen, z. B. Helianthus, bedürfen nur wenig Sauerstoff zu den Tropismen, andere, z. B. Sinapis, stellen höhere Ansprüche; für phototropische Bewegungen ist mehr Sauerstoff nötig als für geotropische (Correns). — Bei niederer Temperatur wird die Pflanze unbeweglich („Kältestarre", nicht zu verwechseln mit Gefrieren), ebenso bei bestimmten hohen Temperaturen („Wärmestarre"). Die Bewegungen verschiedener Arten und verschiedenen Charakters stellen übrigens ziemlich verschiedene Anforderungen an die Temperatur. Wenn z. B. die Mimose auf Stossreiz reagieren soll, so ist dafür eine Temperatur von über 14° notwendig; gegen 40° tritt Wärmestarre ein. Dagegen führen die Staubfäden von Berberis und Centaurea Bewegungen auch unter 14° aus, und photo- und geotropische Bewegungen sowie das Öffnen und Schliessen der Blüten gehen sogar bei ganz niederen Temperaturen vor sich, bei denen gerade noch Wachstum möglich ist. In andauernder Dunkelheit wird die Fähigkeit des Blattes zu Variationsbewegungen allmählich aufgehoben („Dunkelstarre"), so dass die Pflanze wieder einige Zeit beleuchtet werden muss, um von neuem die verlorene Fähigkeit zu gewinnen. Auch starke Erschütterungen, gewisse Beschädigungen und andere Eingriffe, z. B. Anaesthetica, können die Bewegungen aufheben. Wie aber diese Faktoren auf die Empfindlichkeit und die Beweglichkeit einwirken, ist noch nicht klar; Chloroform scheint bei einer Concentration, welche die Empfindlichkeit noch nicht vollständig aufhebt, die Wachstumstätigkeit selbst direkt zum Stillstande zu bringen (Czapek). Sauerstoffmangel hebt, wie es scheint, bei Ranken die Sensitivität vor der Beweglichkeit auf (Correns).

295. Reizwirkungen bei den Bewegungen. Lokalisation der Perception. Dass Reizaufnahme (Perception) und -reaktion (hier also die Bewegung selbst) ganz verschiedene Dinge sind, lässt sich leicht nachweisen in all den Fällen, in denen die Reizaufnahme und die Beweglichkeit für sich lokalisiert sind, d. h. an verschiedene Pflanzenteile geknüpft sind. Ebenso klar liegt das Verhältnis in den Fällen, wo Reizaufnahme und Reaktion (Bewegung) in ihrem Zustandekommen verschiedene Anforderungen an die äusseren Bedingungen stellen.

Das bekannteste Beispiel für lokalisierte Reizung ist die von Darwin zuerst angegebene Erscheinung, dass die Wurzelspitze allein für Schwerkraftsreiz empfindlich ist, während die Wachstumsbewegungen

der Wurzel im wesentlichen in der hinter der Spitze liegenden, am stärksten wachsenden Zone sich abspielen. Darwin trug die Wurzelspitze mit dem Messer ab und fand, dass solche amputierte Wurzeln sich nicht geotropisch krümmten; doch ist dieser Versuch für sich allein gar nicht beweisend. — Darwins geistvolles Werk über die Bewegungen der Pflanzen (1880) ist an Angaben reich, deren Richtigkeit später im wesentlichsten die Probe bestanden hat, und welche sich trotz dem Mangel an Verständnis, der ihnen zuerst begegnete (Sachs, Wiesner u. a.), jetzt siegreich durchgerungen haben, namentlich mit Hilfe des von Pfeffer u. a. geschaffenen besseren Beweismaterials.

Dass ausschliesslich die Wurzelspitze für den Schwerkraftreiz empfindlich ist, lässt sich durch folgenden Versuch sicher beweisen: Die Wurzelspitze einer kräftigen Keimpflanze lässt man in den ihrer Grösse angepassten, im rechten Winkel abstehenden „Fuss" eines stiefelförmig gebogenen Glaskäppchens hineinwachsen und diesen ausfüllen (Fig. 430); dann wird die Wurzel in wagrechter Stellung auf einem Klinostaten gedreht (S. 429). Im Verlaufe des Wachstums der Wurzel treten nun die älteren Teile aus dem Glasstiefel heraus, während die Spitze beständig ihre Lage in seinem Innern beibehält. Nimmt man nun die Keimpflanze vom Klinostaten weg und stellt die Wurzel senkrecht, so wird die Spitze wagrecht zeigen (Fig. 430 *A*); in dieser Stellung aber lässt der Schwerkraftreiz ihn nicht zur Ruhe kommen. Von der Wurzelspitze wird der Reiz zu den stark wachsenden Teilen hingeleitet und diese führen bald eine Krümmung aus, welche erst aufhört, wenn die Wurzelspitze senkrecht steht, während die wachsenden Teile selbst jetzt wagrecht liegen (Fig. 430 *B*) und andauernd in dieser Richtung wachsen (Czapek).



A *B*

Fig. 430. *Lupinus albus*. *A* Keimpflanze, deren Wurzelspitze im Fussteil eines Glasstiefels steckt. *B* nach Verlauf von 20 Stunden: Die Wurzel ist gewachsen und hat sich gekrümmt, so dass die Spitze senkrecht steht. (Nach einer Originalzeichnung von Czapek.)

Diese Untersuchungen haben in neuerer Zeit scharfe Kritik erfahren (Wachtel u. a.), welche indessen durch wiederholte Versuche von Czapek zurückgewiesen wurde, da die abweichenden Resultate u. a. auf Fehlern in den zur Anwendung kommenden Glasstiefeln beruhten, welche durch Druck auf die Wurzel unregelmässige Krümmungen hervorrufen (S. 448). Die Ausführung dieses Versuchs ist aber jedenfalls sehr schwierig.

Auch die besondere Sensibilität der Wurzelspitze gegenüber ungleich verteilter Feuchtigkeit in der Luft ist sicher nachgewiesen (Molisch). Wird nur die Wurzelspitze gereizt, so ist das schon genügend, um hydrotropische Krümmung hervorzurufen; denn diese Krümmung wird ausgeführt, auch wenn der ganze, stark wachsende Teil der Wurzel in feuchtes Seidenpapier eingewickelt ist, wenn dabei nur die Wurzelspitze frei bleibt. Ähnliches gilt für galvanotropischen Reiz (Brunchorst); dagegen wird z. B. aërotropische Krümmung nicht allein durch die Empfindlichkeit der Wurzelspitze bestimmt (Molisch). Ebenso ist gerade der rasch wachsende Teil der Wurzel für rheotropischen Reiz empfindlich (Juel), während die Spitze hierbei geotropisch nach unten wächst (Fig. 425, S. 449).

Nicht nur bei Wurzeln, sondern auch bei Sprossen, Blättern und ganzen Trieben, sehen wir in vielen Fällen lokalisierte Reizbarkeit und daran geknüpfte Reizleitung, welche überhaupt ein bei den Pflanzen ausserordentlich allgemein vorkommendes Phänomen darstellt. So nehmen die auf S. 445 erwähnten Blüten ihre durch den Schwerkraftreiz bedingten Stellungen durch eine Bewegung des Blütenstieles ein, während Bewegung selbst durch die Reizbarkeit der Blütenteile, wahrscheinlich der jungen Fruchtknoten, für den Schwerkraftreiz bestimmt wird (Vöchting), und für die phototropischen Bewegungen vieler Blätter gilt, dass die Blattspreite allein für Licht empfindlich ist, während die Stiele die Bewegung ausführen (Vöchting, Czapek). Die sogenannte „Keimblattscheide“ der Gräser ist in hohem Grade phototropisch, doch hat sich in mehreren untersuchten Fällen (Hafer, Phalaris u. a.) gezeigt, dass die Reizbarkeit für das Licht nicht gleichmässig verteilt ist; die allerobersten Millimeter des Organs sind hochgradig empfindlich, der untere Teil aber in viel geringerem Masse, und doch spielt sich die Bewegung vorzüglich hier ab. Bei der Hirse (Panicum), Setaria und verwandten Arten ist das genannte scheidenförmige Blatt kurz, das dazu gehörige Internodium aber gestreckt. Die Scheide ist während ihres Wachstums sowohl lichtempfindlich als auch beweglich; da aber das Wachstum bald zum Stillstand kommt, so geht die Bewegungsfähigkeit verloren. Das Internodium dagegen wächst lange Zeit fort, ist aber nicht phototropisch reizbar. Deckt man nämlich die Scheide mit einer Staniolkappe ab, so wirkt einseitiges Licht nicht mehr krümmend auf den Stengel; beleuchtet man aber die Scheide einseitig, so wird von dieser ein Reiz zum Internodium geleitet und dieses letztere führt dann eine Bewegung aus. Hier ist also Reizbarkeit und Beweglichkeit auf zwei morphologisch verschiedene Organe verteilt. Bei verschiedenen anderen Keimpflanzen finden wir ganz ähnliche Verhältnisse. Die Empfindlichkeit für Licht ist oft am stärksten in dem obersten Teil des hypokotylen Gliedes oder des ersten Laubblatt tragenden Internodiums, eine Einrichtung, welche offenbar für die Anforderungen des Blattes an Licht zweckmässig ist. Ein schönes Beispiel dafür ist in Fig. 431 dargestellt: Der weniger empfindliche untere Teil der jungen Sprossachse einer Rapskeimpflanze wird mit der Zeit gezwungen, sich in der gleichen Richtung zu krümmen, wie der empfindliche obere Teil, obgleich die beiden Teile von zwei verschiedenen Seiten her beleuchtet wurden.

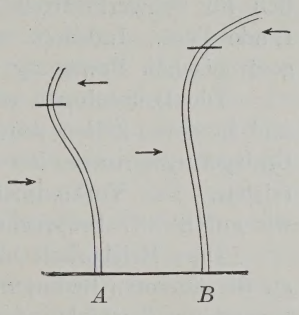


Fig. 431. Hypokotyle Glieder von *Brassica Napus*, oben von rechts, unten von links her beleuchtet. Die oberste wagrechte Linie bezeichnet die Grenze zwischen den verschieden beleuchteten Teilen, die unterste ist die Erdoberfläche. *A* nach Verlauf von 2 Stunden: jeder Teil hat sich nach seiner Lichtquelle zu gekrümmt. *B* nach Verlauf von $5^1/_4$ Stunden: der untere Teil krümmt sich jetzt unter Einwirkung der vom obersten Stengelstück ausgehenden Neigung nach rechts. Der Deutlichkeit halber sind die Kotyledonen in der Figur weggelassen. (Rothert.)

Ein ganz eigentümliches Verhalten kennen wir von den knieförmigen Trieben der Tradescantia-Arten (S. 443). Hier sind es die Knoten (Nodi, die Blattbasen), welche, wie es scheint, allein gereizt werden, und der Reiz wird abwärts zu den folgenden Knoten geleitet. Dabei ist zu bemerken, dass ein Knoten oder Nodus nicht wesentlich (wie es etwa bei den knieförmigen Knoten der Gräser der Fall ist) durch den direkt empfangenen Schwerkraftreiz zur Krümmung veranlasst wird. Deshalb krümmen sich nur die nächst obersten und eventuell auch die darauf folgenden Nodi, wenn ein Trieb wagrecht gelegt wird. Und so krümmt sich ein Sprossstück, welches nur einen einzigen Nodus besitzt, fast gar nicht geotropisch, wenn es auch lebenskräftig genug ist, um als Steckling zu dienen (Kohl). Auch die phototropischen Bewegungen der betreffenden Tradescantia-Arten zeigen nach Kohl ganz ähnliche Verhältnisse.

Bei rasch wachsenden krautigen Sprossachsen hat es sich bei verschiedenen Versuchen, bei welchen die Sprossachse gespalten, resp. das Mark isoliert wurde, herausgestellt, dass dieses letztere nicht selbst empfindlich für Schwerkraftreiz ist, sondern dass der Sitz der Reizbarkeit in der Rinde liegt. Indessen nehmen sowohl Rinde als auch Mark aktiv an der geotropischen Bewegung teil (Sachs, Czapek).

Die Drüsenhaare von Drosera, deren Stiele die Bewegungen ausführen und in deren Zellen durch die Wirkung chemischer Reizmittel eigentümliche Umlagerungsprozesse hervorgerufen werden (S. 121), sind nur im „Köpfchen" reizbar. Das Vorkommen empfindlicher Haare auf Dionaeablättern haben wir auf S. 337 besprochen.

Dass Reizbarkeit und Beweglichkeit verschiedene Anforderungen an die äusseren Bedingungen stellen können, haben wir bereits in § 294 an besonderen Beispielen gesehen. Hier mag hinzugefügt werden, dass bei den Keimpflanzen auch durch Temperaturen, welche so niedrig sind, dass alles Wachstum aufhört, in der Regel die Empfindlichkeit für Schwerkraft, Licht usw. nicht aufhebt, so dass z. B. eine Keimwurzel, welche bei 0° 24 Stunden lang wagrecht gelegen hat und infolge der Kälte gar nicht gewachsen ist, bald geotropisch reagiert, wenn sie in eine wärmere Umgebung gebracht wird, selbst wenn sie jetzt in normaler Richtung senkrecht gestellt wird. Diese Nachwirkung ist ein weiteres Beispiel dafür, dass die Beweglichkeit bei den Pflanzen häufig leichter afficiert wird als die Reizbarkeit.

296. Perception; Präsentations- und Reaktionszeit usw. Unter Perception verstehen wir die Aufnahme der äusseren Reizursache durch den Organismus; die Perception ist das erste, das geschehen muss, damit die Reizung überhaupt vor sich gehen kann. Die Fähigkeit zur Perception ist eben, was meist als Empfindlichkeit (Empfindungsvermögen) für die betreffende Reizursache bezeichnet wird. Nicht jedes Organ kann alle Reizursachen percipieren; selbst die Wurzelspitze mit ihrer grossen Empfindlichkeit für den Schwerkraftreiz ist meist ganz unempfindlich gegen die Richtung des Lichtes und z. B. auch gegen strömendes Wasser (Fig. 425). Man nimmt das Vorhandensein gewisser feiner Organisationsverhältnisse

(„sensible Strukturen“) an, welche die Empfindlichkeit für die einzelne Reizursache bedingen. Ziemlich verbreitet ist die Anschauung, nach welcher die äussere ruhende Hautschicht des Cytoplasmas der Sitz der Perception sein soll (Noll); freilich ist ein wirklicher Beweis hierfür nicht erbracht.

Die neuerdings von Haberlandt u. a. aufgestellten Hypothesen über Perception des Schwerkraftreizes („Statolithentheorie“) u. a. bedürfen noch genauerer kritischer Untersuchungen. Überhaupt ist die Lehre von der Perception und Sinnesstrukturen bei den Pflanzen noch im Werden.

Wo die Empfindlichkeit streng lokalisiert ist, muss die Amputation der reizbaren Teile natürlich die Perception unmöglich machen, bis ein neuer percipierender Teil gebildet ist. Das Abschneiden der Wurzelspitze macht die Wurzel für die Schwerkraft unempfindlich, ganz ebenso wie die Exstirpation der Augen ein Tier blind macht. Eine Wurzel, welche der Wurzelspitze beraubt ist, krümmt sich darum nicht geotropisch, wenn sie wagrecht gelegt wird, ebenso wenig führt sie galvano- oder hydrotropische Krümmungen aus, wogegen ihr aëro- und rheotropisches Empfindungsvermögen ziemlich unverändert bleibt. Die Beschädigung bei der Operation selbst kann aber den betreffenden Organen eine eigentümliche vorübergehende Unempfindlichkeit mitteilen („Wundshock“); entfernt man z. B. nur einen Teil der Scheide der Graskeimpflanze, so kann der Rest mehrere Stunden bis ein paar Tage lang ausser Stande sein, phototropische Reize aufzunehmen (Rothert). Gerade aus diesem Grunde können auch die ursprünglichen Darwinschen Amputationsversuche mit Wurzeln nicht allein als beweisend angesehen werden. Haben indessen die betreffenden Organe vorher schon die Reizursache während einer nicht zu kurzen Einwirkungszeit percipiert, so ist inzwischen von den reizbaren Teilen der Reiz schon zu den beweglichen Teilen weitergeleitet worden, und die Amputation wird nun die Ausführung der Bewegung nicht hindern.

Präsentationszeit oder Inductionszeit. Wenn eine äussere Reizursache Bewegung (oder eine andere Reaktion) hervorrufen soll, muss sie zum mindestens während einer bestimmten Zeit einwirken, welche je nach Umständen länger oder kürzer sein kann. Diese Verhältnisse sind am besten bei den Tropismen untersucht. Die unter gegebenen Verhältnissen absolut notwendige kürzeste Einwirkungszeit, nach welcher die Reizursache überhaupt die Reaktion hervorrufen kann, heisst die Präsentationszeit. — Als Beispiele seien Czapeks Bestimmungen der Präsentationszeit für einige Tropismen angeführt. Die Zahlen geben Minuten an und gelten für eine Temperatur von ungefähr 20°.

Name und Organ der Pflanze	Geotropismus	Phototropismus (Sonnenlicht)	Hydrotropismus
Avena sativa (etiolierte Scheide) . .	15′	7′	—
Sinapis alba (hypokotyles Glied) . .	15′	10′	—
Zea Mays (Keimwurzel)	20′	—	30′
Helianthus annuns (hypokotyles Glied)	20′	20′	—
Phaseolus multiflorus (epikotyles Glied)	50′	50′	—
Phycomyces nitens (Fruchthyphen) .	15′	7′	—

Die Präsentationszeit für geotropische Reizung der Keimlinge beträgt, wie es scheint, gewöhnlich ca. 20 Minuten, für Lichtreiz oft merklich weniger. — Die Präsentationszeit ist von der Temperatur abhängig; sie ist lang (d. h. die Pflanze ist weniger empfindlich) in der Kälte, am kürzesten bei mittelhohen Temperaturen (wo die Reizbarkeit auch bei recht bedeutender Temperaturveränderung nicht verändert wird) und nimmt wieder etwas zu bei Temperaturen, welche der Pflanze schaden. Bei der Keimwurzel von Lupinus albus beispielsweise betrug (nach Czapek)

bei einer Temperatur von	0°	5°	10°	15°	20°	30°	39°
die Präsentationszeit für geotropischen Reiz	18$^{\text{std.}}$	45′	30′	20′	20′	20′	25′.

Wirkt die Reizursache kürzere Zeit ein als die Präsentationszeit beträgt, so beobachtet man keine Reizung: mehrere, in nicht zu langen Zwischenräumen sich abspielende Einwirkungen aber, von denen jede einzelne zu kurz wäre, um Reizung hervorzurufen, können ihre Wirkung summieren, so dass zuletzt eine Reizung eintritt. Hierher gehört auch die Beobachtung, dass ein Grashalm, welcher in wagrechter Lage auf einem Klinostaten um seine Längsachse gedreht wird, die Knoten allseitig stark auswachsen lässt. Dieser Versuch zeigt einerseits, dass die reizende Wirkung der Schwerkraft auf das Wachstum durch die Umdrehung nicht aufgehoben, sondern nur zu einer allseitigen gemacht wird (Elfving), anderseits aber gerade, dass die kurzwährenden Einwirkungen, welchen jede Flanke jedesmal ausgesetzt ist, wenn sie bei der Drehung nach unten zu stehen kommt, summiert werden und schliesslich zu einer, natürlich hier allseitigen Reaktion führen (Noll). Ferner gehört hierher, dass intermittierende Beleuchtung ebenso stark wirkt, wie dauernde Beleuchtung, immer vorausgesetzt, dass die Dunkelheitsperioden nicht zu lange andauern (Wiesner).

Die Reaktionszeit heisst die Zeit, welche von dem Augenblick an, in welchem die Pflanze der Reizursache ausgesetzt wird, bis zu dem Augenblicke vergeht, in welchem die Reaktion (die Bewegung) beginnt. Die Reaktionszeit ist selbstverständlich immer länger als die Präsentationszeit und ist bei einer gegebenen Pflanze von den äusseren Verhältnissen, besonders von der Temperatur, abhängig; sie ist, wie zu erwarten steht, am längsten in der Kälte. Bei konstanten äusseren Bedingungen ist sie davon abhängig, wie lange die Reizursache wirkt. — Bei geotropischer Reizung von Lupinenkeimwurzeln unter den günstigsten Temperaturverhältnissen fand Czapek folgende Reaktionszeiten, wenn die Wurzeln kürzere oder längere Zeit unter der Einwirkung der Reizursache stehen (d. h. also wagrecht liegen). Die Zahlen geben die Minuten an.

Die Reizursache wirkte ein während	20′	30′	40′	50′	60′	70′,
Reaktionszeit	180′	105′	80′	72′	70′	70′.

Je länger die Einwirkung dauert, desto kürzer wird die Reaktionszeit, bis ihr Minimum, hier 70′, erreicht ist; immerhin handelt es sich hier nicht um einfache Verhältnisse. Je intensiver eine Reizursache wirkt, desto kürzer wird die Reaktionszeit. So war bei der Reizung von Keimwurzeln von Lupinus albus durch Centrifugieren (im Wesen identisch mit Schwerkraftreiz) in einem Versuch das Minimum der Reaktionszeit: ca. 6 Stunden bei einer Acceleration von 0,001 g (g = Acceleration der Schwerkraft), ca. $1^1/_4$ Stunden bei 1,0 g, ca. 1 Stunde bei 10 g und ca. $^3/_4$ Stunden bei 40 g. Die Wurzel kann dann offenbar unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht schneller reagieren (sich krümmen) als nach Verlauf von $^3/_4$ Stunden.

Die Reizschwelle heisst der niederste Grad der Reizursache, bei welchem gerade noch ein Reiz erfolgt. Für die geotropische Reizung hat Czapek bei Centrifugierungsversuchen mit Keimwurzeln die Reizschwelle bei $^1/_{1000}$ der Acceleration der Schwerkraft (0,001 g) bestimmt. Die Reizschwelle richtet sich indessen in hohem Grade nach den äusseren Bedingungen, welchen die Pflanze ausgesetzt ist (vergl. § 298).

Die Impressionszeit (Dauer des Eindrucks) heisst die Zeit, innerhalb welcher ein empfangener Reiz, nachdem die Reizursache zu wirken aufgehört hat, noch Reaktion hervorrufen kann (Nachwirkung). Die Dauer des Eindrucks lässt sich natürlich nur dadurch bestimmen, dass man die Ausführung der Reaktion kürzere oder längere Zeit hindurch hindert. Das lässt sich auf verschiedene Weise bewerkstelligen; Geo- und Phototropismus lassen sich am leichtesten dadurch hindern, dass man ein enges Glasrohr über die Wurzel oder die Sprossachse, mit welcher man experimentieren will, schiebt, so dass das Organ trotz des Reizes zu geradlinigem Wachstum gezwungen wird. Czapek fand, dass bei geotropischer Reizung von Lupinenkeimwurzeln die längste Impressionszeit bei einer Reizung von 4 Stunden erreicht wurde. Wurzeln, welche im Glasrohr 4 Stunden oder länger wagrecht lagen, und dann im Glasrohre bleibend, auf dem Klinostaten ruhig um ihre wagrechte Achse gedreht wurden, krümmten sich nämlich, wenn sie vor Ablauf von 48 Stunden aus den Glasröhren befreit wurden, in der Richtung, welche durch den vorausgehenden Reiz bestimmt war. Über diese Zeit hinaus war die „Nachwirkung" des Reizes nicht mehr bemerkbar, und die Eigenrichtung (S. 451) nun allein bestimmend. Bei kürzer dauerndem Reiz ist auch die Dauer des Eindrucks eine kürzere. Je stärker die Reizursache, um so länger ist auch die Dauer des Eindrucks.

297. Eine Reizleitung muss notwendigerweise überall vorliegen, wo die Perception nicht in den Teilen zustande kommt, welche die Reaktion ausführen (Beispiele in § 295). Aber auch in den vielen Fällen, wo ein Organ, z. B. eine Sprossachse, über eine grössere Strecke hin sowohl reizbar als auch beweglich ist, wird der Reiz notwendigerweise über kürzere oder längere Strecken geleitet; es könnte ja sonst nicht zu einer geordneten Reaktion des Organes als Ganzen kommen. Die Fälle, in denen die Reizbarkeit lokalisiert ist, sind also, wie ja schon aus der Häufigkeit ihres Vorkommens zu vermuten wäre, nicht etwa besondere Ausnahmen, sondern einfach auffallende Beispiele, welche der Untersuchung am leichtesten zugänglich sind. — Die Vorgänge bei der Leitung selbst kennen wir nicht mit Sicherheit, sie sind auch vermutlich von verschiedener Natur. Für Mimosa pudica nimmt man allgemein an, dass der durch einen Stoss hervorgerufene Reiz mit Hilfe von Veränderungen im hydrostatischen Druck in gewissen langgestreckten, an Siebröhren erinnernden Zellen fortgeleitet wird, welche in der Nähe der Gefässbündel liegen (Haberlandt); hier wird also eigentlich gar nicht der Reiz, sondern die Reizursache selbst, der Stoss, geleitet. Es handelt sich hier aber um besondere Fälle, welche keineswegs, wie es oft geschieht, als typisch für die gesamte Reizleitung bei den Pflanzen betrachtet werden dürfen. Allgemein dürften Leitungen der durch die Reizung unmittelbar verursachten physiologischen Tätigkeit mit chemischen Vorgängen zusammenhängen, welche von einer Zelle zur andern fortschreiten. Als Leitungsbahnen werden gewöhnlich die Cytoplasmaverbindungen zwischen den Zellen angesehen. Die von Němec nur in den Zellen der jüngsten Teile der Wurzelspitzen gefundenen strangförmigen Bildungen im Cytoplasma scheinen keine allgemeine Bedeutung für die Leitung zu besitzen, jedenfalls liegen keine Beweise dafür vor.

Die Geschwindigkeit der Reizleitung wechselt ausserordentlich. Bei Mimosa pudica pflanzt sich der Stossreiz ca. 8 mm, bei Biophytum sensitivum ca. 2 mm in der Sekunde fort. Bei Tropismen ist die Leitung eine sehr viel langsamere.

So braucht die Leitung des geotropischen Reizes von der Wurzelspitze bis zu der am stärksten wachsenden Partie der Keimwurzel, welche von der Spitze etwa 2 mm entfernt ist, ungefähr 5 Minuten (Czapek).

298. Die Stimmung und das Webersche Gesetz. Die Stimmung gegenüber äusseren Reizursachen kann mit dem Entwickelungsgrade wechseln (S. 434). Aber auch die äusseren Bedingungen beeinflussen die Stimmung in hohem Grade. So wird die Lichtstimmung bei vielen Schwärmsporen durch Wärme erhöht und durch Abkühlung herabgesetzt; sie sind in der Wärme positiv phototaktisch bei einer Beleuchtungsstärke, welche sie in der Kälte fliehen (Strassburger). Schwärmsporen von Chlamydomonas u. a. werden in dieser Beziehung auch von anästhetischen Mitteln beeinflusst; setzt man zur Kulturflüssigkeit eine geringe Menge Äther, so werden sie sowohl sensibler als auch für Licht höher gestimmt. Eine viel schwächere Beleuchtung, als wie sie bisher notwendig war, bringt sie nun dazu, sich zum Lichte hin zu bewegen, und ausserdem ertragen sie jetzt eine stärkere Beleuchtung als bisher, bevor sie das Licht fliehen (Elfving). Auch gegenüber anderen Reizen treten Stimmungsänderungen infolge äusserer Einwirkung zutage, z. B. in den auf S. 445 angeführten Fällen von Correlation, dass die Entfernung des Gipfeltriebes oder einer Hauptwurzel das Verhältnis der Zweige gegenüber der Schwerkraft beeinflusst und ebenso der dort angeführte Einfluss des Lichtes auf die geotropische Stimmung. In der Natur unterliegt die Pflanze zu gleicher Zeit vielerlei Reizursachen, von denen viele für sich genommen Tropismen oder Taktismen hervorrufen können. Wenn wir bei den Wirkungen der Schwerkraft, des Lichtes, der Wärme usw. voneinander unabhängigen Einflüssen auf die Pflanze gegenüberstünden, so müssten wir das endliche Resultat der Einwirkung der genannten Pflanzen berechnen können, wenn uns die Energie der Bewegungen, welche jede einzelne von ihnen hervorrufen würde, genau bekannt wäre. Bei vielen Sprossorganen, wie bei jungen Keimpflanzen, wirken Schwerkraft und Licht zusammen, so dass die junge Sprossachse, wenn sie wagrecht beleuchtet wird, sich schräg und schwach nach oben gerichtet einstellt, eine Stellung, welche zum Teil als Resultante der Licht- und Schwerkraftwirkung aufgefasst werden kann. Andere Organe aber, welche auch geotropisch empfindlich sind, z. B. Fruchthyphen von Phycomyces nitens, etiolierte Wickenkeimpflanzen usw. stellen sich ganz in die Lichtrichtung ein, ohne jede Rücksicht auf den Schwerkraftreiz (Wiesner, Czapek). In solchen Fällen kann man von Stimmungsänderungen reden, und die sich wirklich abspielenden Bewegungen lassen sich nicht aus den Bewegungen berechnen, welche durch jede einzelne Ursache für sich genommen hervorgerufen würde.

Das Webersche Gesetz. Die Stimmung der Pflanze einer gegebenen Reizursache gegenüber steht ferner in bestimmter Relation zu der Intensität, mit welcher die betreffende Reizursache vorher eingewirkt hat. Auch für die Pflanzen gilt ziemlich allgemein das für unsere Sinne geltende, sogen. Webersche Gesetz: je stärker einer unsrer Sinne schon gereizt worden ist, desto mehr muss die Reizursache verstärkt werden, um neue Reizung

hervorrufen zu können. Schon auf S. 403 wurde ein durch Zahlen illustriertes Beispiel für den auf dieser Gesetzmässigkeit beruhenden Stoffwechsel gegeben. Die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes wurde zuerst für die chemotaktischen Bewegungen gewisser Mikroorganismen nachgewiesen (Pfeffer). — Bakterien, welche in reinem Wasser leben, werden von einer äusserst schwachen Lösung von Fleischextrakt angezogen. Züchtet man aber Bakterien in dieser Lösung, so wirkt erst eine 5 mal so starke Lösung anziehend; wird diese letztere stärkere Lösung als Nährboden für die Bakterien gewählt, so löst erst eine wiederum 5 mal so starke Concentration chemotaktische Bewegung aus und so fort, bis Concentrationen erreicht werden, welche abstossend wirken. Für andere Reize und andere Arten von Lebewesen gelten andere Zahlenverhältnisse.

Sehr schön ist die Gültigkeit dieses Gesetzes für die phototropischen Bewegungen von Phycomyces nitens nachgewiesen worden (Massart). Werden die Fruchthyphen von zwei entgegengesetzten Seiten gleich stark beleuchtet, so tritt natürlich keine phototropische Krümmung ein. Wird die Beleuchtung von der einen Seite verstärkt, so kommt phototropische Krümmung zustande, aber erst dann, wenn der Beleuchtungsunterschied eine gewisse Grösse überschreitet, welche also als Reizschwelle bezeichnet werden kann. Sie stellt indessen keine konstante Grösse dar, sondern richtet sich nach der Intensität der im Versuche angewandten Beleuchtung. — Es wurde nämlich hier ein Unterschied von $^{18}/_{100}$ der Lichtstärke notwendig, um gerade noch phototropische Reaktion hervorzurufen. Bezeichnet man das stärkste hier angewandte Licht mit 100, so sieht man, dass bei einer so starken Beleuchtung ein Unterschied von vollen 18 Lichteinheiten notwendig wird, um gerade noch einen Reiz hervorzurufen; bei einer Beleuchtung von 10 sind nur 1,8 Lichteinheiten, bei einer Beleuchtung von 1 nur 0,18 zum Reiz notwendig. — Es gilt also hier ganz wie bei den oben erwähnten chemotaktischen Bewegungen und bei der osmotischen Reaktion (S. 403) das Gesetz, dass ein Organ um so stärker beeinflusst werden muss, um eine bestimmte Reaktion zu geben, je stärker die frühere Einwirkung gewesen ist. Hierher gehört auch einer der schönsten Versuche von Ch. Darwin. Einige Keimpflanzen einer Cassiaart hatten im Dunklen gestanden, die Keimblätter waren in Nachtstellung; andere standen im Lichte, die Blätter in Tagstellung. Beide Gruppen wurden dann nebeneinander an eine schwach beleuchtete Stelle gebracht: die aus dem Dunkeln kommenden Pflanzen nahmen nun Tagstellung, die von der helleren Stelle kommenden dagegen Nachtstellung ein.

299. Reflex und Centralfunktion. Die, bei genauerer Betrachtung überall vorkommende Reizleitung sowie das Vorhandensein einer je nach äusseren Verhältnissen und nach Entwickelungsstufen höchst verschiedenen Stimmung gegenüber den Reizursachen haben der Erkenntnis den Weg geebnet (Czapek, Noll u. a.), dass die vitalen Bewegungen der Pflanzen, und von diesen ganz besonders die Tropismen, mit den Reflexbewegungen der Tiere in Parallele gestellt werden können. Für diese lässt sich folgendes Schema aufstellen: (P)—(C)—(R), wobei P (Perception) das Sinnesorgan bezeichnet, C (Centralfunktion) bezeichnet ein nervöses Centralorgan und R (Reaktion) bezeichnet einen Muskel oder ein anderes reagierendes Organ, während die Striche Leitungsbahnen bedeuten. Von diesem Schema kann

(P)—(R), also Perception, Leitung und Reaktion unmittelbar auf die Pflanzen in den vielen Fällen angewendet werden, in denen Perception und Reaktion deutlich getrennt sind, wie z. B. beim Verhalten der Wurzelspitze und der wachsenden Zone beim Geotropismus. Auch in den Fällen, in welchen Perception und Reaktion im gleichen Pflanzenteil vor sich gehen, z. B. bei aërotropischer Reizung einer Wurzel oder beim Kontaktreiz der Ranken, müssen Perception und Reaktion jedoch auch als zwei verschiedene Dinge aufgefasst werden; meist stellen sie ja verschiedene Anforderungen an die äusseren Verhältnisse zu ihrem Zustandekommen (vergl. S. 458). In diesen Fällen muss das Schema (P)—(R) zu (P, R) abgeändert werden, wodurch die fehlende oder doch zum mindesten nicht nachweisbare räumliche Trennung ausgedrückt wird, während doch betont wird, dass Perception und Reaktion selbständige Funktionen darstellen. Die Zustände oder Tätigkeiten in der Pflanze, welche entscheiden, ob und wie ein empfangener Reiz Reaktion zur Folge hat, diejenigen Faktoren also, welche sich in der verschiedenen Stimmung äussern, ist etwas besonderes und muss wohl, wie bei den Tieren, als eine Art Centralfunktion aufgefasst werden. Da wir aber, abgesehen von dem weiter unten erwähnten immerhin zweifelhaften Verhalten der Droserahaare kein Beispiel für eine Lokalisation der Centralfunktion bei den Pflanzen kennen, so können wir ihr Verhalten nicht mit Recht durch das bei den Tieren durchführbare Schema (P)—(C)—(R) veranschaulichen, sondern durch (P, C)—(R) oder vielleicht durch (P)—(C, R) in den Fällen, in welchen Perception und Reaktion jede für sich lokalisiert sind, und durch das Schema (P, C, R) in den Fällen, in welchen eine solche Lokalisation nicht nachzuweisen ist. Bei Betrachtung dieser Verhältnisse dürfen wir nicht übersehen, dass zur Trennung der drei Glieder der ganzen Reizkette: Perception, Centralfunktion und Reaktion eine Lokalisation nicht notwendig ist. Es steht zu hoffen, dass die fortgesetzten, von neueren Gesichtspunkten aus geleiteten Untersuchungen auf diesem ganzen Gebiete Klarheit schaffen werden. Jedenfalls begründet das mehr oder weniger hochentwickelte Nervensystem der Tiere mit allen Vorzügen, welche es begleiten, keinen Wesensunterschied zwischen Pflanzen und Tieren. Es ist nur der Ausdruck einer weitergeführten Arbeitsteilung, eines sehr wichtigen Gradunterschiedes, aber auch nicht mehr. — Die grossen Drüsenhaare von Drosera (Fig. 263 und Fig. 264 auf S. 212) sind sensibel für eine Berührung des Köpfchens, und der Reiz wird von Haar zu Haar über die ganze Spreite des Blattes weg geleitet; die Haare krümmen sich dann gegen den Berührungspunkt hin. Im Inhalte der Stielzellen tritt als Folge der Reizung zugleich eine Aggregation ein (S. 121), welche, selbst bei den indirekt gereizten Haaren, in den obersten Zellen beginnt und darauf nach unten zu fortschreitet, obgleich selbstverständlich der Reiz vom Grunde der Haare nach oben geleitet worden war. Dazu kommt, dass die Aggregation gar nicht oder doch nur unvollkommen zustande kommt, wenn das Köpfchen des Haares entfernt wird. Dieses Verhalten ist — vielleicht mit Recht — als eine Reflexwirkung gedeutet worden, wobei das Köpfchen der Sitz der Centralfunktion sein sollte. Doch lässt sich möglicherweise das Ganze viel einfacher durch Unterschiede in der Schnelligkeit der Reaktion in den Haarzellen und durch zeitweilige Aufhebung oder Herabsetzung der Sensibilität erklären, welche die Amputation von Organen so oft mit sich bringt (S. 459).

300. Rückblick auf die Reizerscheinungen. Aus dem in diesem und in den beiden vorhergehenden Kapiteln mitgeteilten geht hervor, dass wir bei den Reizerscheinungen — ganz abgesehen von der Frage der Centralfunktion — drei Faktoren unterscheiden müssen, nämlich:

1. Aufnahme der äusseren Reizursache (Perception der Reizursache). Die Fähigkeit hierfür heisst Sensibilität im engsten Sinne und erfordert gewisse „sensible Strukturen" oder Sinnesorgane.

2. Der Reiz (Irritation), welcher entweder direkt eintritt, wenn nämlich das betreffende Organ selbst sensibel ist, oder indirekt erfolgt, wenn das Organ nicht selbst perzipieren kann, sondern einen Impuls von dem direkt gereizten Organ empfängt (Reizung durch Leitung). Dass ein Organ sowohl direkt als auch indirekt gereizt werden kann, dürfte wohl der allgemeinste Fall sein, und wird z. B. durch den in Fig. 431, S. 457 wiedergegebenen Versuch illustriert.

3. Das endliche Resultat der Reizung (die Reizreaktion), also eine Bewegung oder Wachstumserscheinung, ein chemischer Prozess, eine Ausscheidung usw. In welcher Weise die Reizursache den Reiz hervorbringt; wie eine indirekte Reizung zustande kommt; und wie das endliche Resultat der Reizung von den vorhergehenden Vorgängen abhängt, das alles sind Probleme, deren Lösung der Zukunft angehört.

Damit eine Einwirkung einen Reiz hervorrufen kann, müssen gewisse Bedingungen erfüllt sein. Es muss natürlich die Intensität der Reizursache die Reizschwelle überschreiten (S. 460), welche selbst eine je nach den Verhältnissen verschiedene Grösse ist. Zugleich gilt die Regel, dass Reiz nur durch stossweise oder doch nicht zu langsam vor sich gehende Veränderungen eintritt, entweder Veränderungen in der Beschaffenheit der Einwirkung (Stärke, Angriffsrichtung usw.) oder, bei einer gegebenen Einwirkung, im Schwanken der inneren Zustände der Pflanze (z. B. Entwickelungsphasen, vergl. S. 434). Bei ganz gleichmässiger Einwirkung herrscht, solange die Pflanze nicht selbst verändert wird, ein gewisser Gleichgewichtszustand („statischer Reiz", Tonus) in der Pflanze, z. B. bei unveränderlicher Temperatur, gleichmässiger Beleuchtung usw. (vergl. auch S. 420). Der statische Reizzustand ist wesentlich verschieden von dem Zustande, welcher eintritt, wenn die betreffende Reizursache ganz fehlt, z. B. der vom Lichte hervorgerufene Zustand, der sog. „Phototonus", im Gegensatz zur „Dunkelstarre" usw. (vergl. S. 455). Auch in diesen Beziehungen stimmen die Pflanzen in allem wesentlichen mit den Tieren überein.

Die Zweckmässigkeit der Reizreaktionen ist oft ganz einleuchtend; unter den gewöhnlichen Lebensverhältnissen der Pflanze wird man sozusagen immer eine zweckmässige Reaktion auf eine Reizung der Pflanze erwarten können. Das schliesst natürlich nicht aus, dass die bestimmt gegebene Art und Weise der Reaktion in besonderen Fällen schädlich oder zum mindesten unnütz sein kann. So kann ein abgeschnittener Trieb von Tradescantia, welcher wagrecht auf die Erde gelegt und an seiner Spitze festgehalten wird, auf geotropischen Reiz nur in der Weise reagieren, dass sein unteres Ende sich nach oben krümmt; und doch ist das eine zweifellos sehr unzweckmässige Bewegung. Das gleiche gilt für andere geotropische Sprosse, und wenn man z. B. eine austreibende Tulpe mit fixierter Spitze wagrecht legt, so dass sich die Wurzeln in lockerer Erde befinden, so treten Zwiebel und

Wurzeln bald in die Luft aus. Auch der Czapeksche Versuch (Fig. 430 *B*, S. 456) ist ein Beispiel für eine unzweckmässige Reaktion; doch wird diese hervorgebracht durch eine Störung in den normalen Beziehungen zwischen den Teilen der Pflanze. Setzt man eine junge Keimpflanze in einen Kasten, welcher quer zur Beleuchtungsrichtung steht und an seiner einen Seite eine Scheibe aus rotem Glase, an der andern Seite eine Scheibe von blauem Glase besitzt, so wird die Sprossachse phototropisch gegen das blaue Glas hinwachsen, da die blauen Strahlen die Pflanze viel stärker reizen als die roten. In dem roten Lichte aber kann die Pflanze viel länger leben als im blauen Lichte, in welchem die Kohlensäureassimilation nur gering ist. Hängt man ein kleines Endchen Bindfaden auf den sensiblen Teil einer Ranke, so wird diese gereizt, und die Ranke krümmt ohne jeden Nutzen sich um den Bindfaden, während ein mit Gelatinegelee überzogenes Stäbchen, wie wir oben gesehen haben, keinen Reiz ausübt, wiewohl es eine gute Stütze gewähren würde usw. Bei chemotaktischen Bewegungen üben oft starke Gifte, wie Morphium, Quecksilbersalze usw. eine lebhafte Anziehung auf die Organismen aus, welche dadurch nur in den Tod gelockt werden. Die Zweckmässigkeit in den Reaktionen der Pflanze ist also durchaus keine unbedingte, ebenso wie bei den Tieren.

Doch finden wir auch Beispiele dafür, dass Pflanzenteile von Reizursachen, welche für das betreffende Organ nicht normal sind, nur ganz vorübergehend gereizt werden. Drüsenhaare von Drosera z. B. werden durch ein Glasstückchen, das man auf das Köpfchen des Haares legt, zur Bewegung gereizt; bald aber richtet sich das Haar wieder auf, während ein durch Eiweiss oder ein Insektfragment hervorgerufener Reiz, wie wir oben auf S. 336 gesehen haben, weiter um sich greift.

Auch Beispiele für Gewöhnung an einen Reiz sind bekannt; stellt man eine Pflanze wiederholt auf den Kopf und wieder aufrecht, so nimmt die Sensibilität der Wurzelzweige für die Schwerkraft merklich ab.

Bei dem weiteren Studium der Reizerscheinungen werden besonders auch die Hemmungserscheinungen in den Vordergrund des Interesses rücken. Ein sehr schönes Beispiel von Hemmung bei den Bewegungserscheinungen ist von Fitting bei einseitig reagierenden Ranken beobachtet: Wird eine solche Ranke an der nicht reagierenden Seite berührt, scheint nichts zu geschehen und man hat deshalb geglaubt, dass die Ranke an dieser „passiven“ Seite auch nicht zu sensibel sei. Es hat sich aber herausgestellt, dass die Reizbarkeit hier ebenso stark ist als eine auf der aktiven Seite. Denn bei gleichzeitiger Berührung an beiden Seiten erfolgt keine Krümmung; die Berührung der passiven Seite hat also die Reaktion gehemmt, welche die Berührung der aktiven Seite allein hervorgerufen hätte. Und dass diese Auffassung richtig ist, geht daraus hervor, dass eine Krümmung, welche durch Berührung der aktiven Seite soeben hervorgerufen ist, bald zum Aufhören und sogar zum Rückgehen gebracht wird, wenn die passive Seite berührt wird. — Schon im 41. Kapitel haben wir über

Regulierung durch antagonistische Tätigkeiten gesprochen (Hydrolyse und Kondensation). Ganz allgemein scheint bei den durch Reizwirkungen vermittelten Regulierungstätigkeiten ein Zusammenspiel von Tätigkeit und Hemmung (Aktion nnd Inhibition) die Hauptrolle zu spielen, und die Auslösungen, welche Hemmung ins Werk setzen, sind offenbar mit gleichem Recht als Reizerscheinungen anzusehen, wie die Auslösungen von Tätigkeit.

Achter Abschnitt.

Fortpflanzung.

Kap. 44. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

301. Dem Tode, welcher ausnahmlos jedes Individuum trifft, wenn wir von den allerniedrigsten Organismen absehen, bei welchen das Individuum bei der Fortpflanzung restlos in seinen Nachkommen aufgeht, steht als notwendiges Gegengewicht die Fähigkeit gegenüber, neue Individuen hervorzubringen; es würden sonst bald alle lebenden Wesen auf der Erde aussterben.

Das Leben der Art wird durch Fortpflanzung auf verschiedene Art und Weise erhalten. In einigen Fällen macht sich ein Teil des vegetativen Körpers einer Pflanze ohne besondere Vorbereitung oder Ausbildung frei und entwickelt sich zur selbständigen Pflanze (Fortpflanzung durch Teilung); in anderen Fällen wird ein solcher Teil der Pflanze erst in besonderer Weise zu dem speziellen Zweck der Vermehrung der Individuenzahl der Art ausgebildet, und endlich gibt es eine dritte Reihe von Fällen, in welchen zwei Zellen sich zu einer neuen, dem sogenannten „Keim", vereinigen müssen, welcher sich dann weiter entwickeln kann. Die beiden ersten Fortpflanzungsarten nennt man ungeschlechtlich oder vegetativ (agame Fortpflanzung, Propagation), die letztere heisst geschlechtlich.

In den meisten Fällen ist die Fortpflanzung mit einer Vermehrung der Individuenanzahl verbunden, braucht es indessen nicht zu sein.

302. Fortpflanzung durch Teilung ist die einfachste Form. Einige der niedersten (einzelligen) Pflanzen, wie die Bakterien, die Diatomeen, die Desmidiaceen usw. vermehren sich ganz einfach durch fortgesetzte Zweiteilung (Fig. 390, S. 357); Zellteilung und Fortpflanzung fallen hier eigentlich zusammen. Bei den Bakterien spielt sich der Vorgang so ab, dass sich eine Zelle querteilt und die zwei neuen Zellen sich dann trennen; bei den Diatomeen, deren Zellwände aus zwei schachtelförmig ineinander gesteckten Schalen bestehen, bilden sich im Innern der alten Zelle zwei neue, von denen die eine der Mutterzelle an Grösse gleicht, die andere aber kleiner ist als diese; dadurch entstehen nacheinander immer kleinere Individuen, bis endlich dieser Rückgang durch Bildung von grossen Sporen (Auxosporen)

wieder gut gemacht wird. Caulerpa vermehrt sich durch abgerissene Stücke des einzelligen Thallus, und die Wunden schliessen sich mit erstaunlicher Schnelligkeit.

Die Hefen vermehren sich durch Zellabschnürung (Sprossung) (Fig. 184, S. 138; Fig. 7, S. 6), und bei vielen anderen Thallophyten und höher organisierten Pflanzen ist die Fähigkeit verbreitet, sich dadurch fortzupflanzen, dass abgetrennte Stücke ihres vegetativen Körpers die ganze Pflanze reproduzieren können. Pilze lassen sich sehr leicht durch Teilung ihres Mycels vermehren; Fadenalgen in gleicher Weise durch Auseinanderreissen der Fäden; bei den Moosen ist eine sehr üppige Vermehrung durch Teilung der Protonemen und Rhizoïden möglich oder dadurch, dass man die Sprosse in Stücke teilt. Viele sehr gewöhnliche Moose breiten sich ausschliesslich vegetativ aus. Auch wenn sich Knospen (Sprosse) und Blätter als Brutknospen ablösen, geschieht diese Trennung an ganz bestimmten, im voraus kenntlichen Stellen.

Correns hat nachgewiesen, dass nicht etwa jede einzelne Zelle im Moosfaden imstande ist, eine neue Pflanze zu bilden, sondern nur bestimmte „Initialzellen"; so wird diese Vermehrungsart zu einer Übergangsform zu der im § 303 besprochenen.

Bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen übernimmt der Spross in ausgebildetem oder jugendlichem Zustande (als Knospe) die vegetative Fortpflanzung. Der einfachste Fall ist der, dass Knospen oder ausgewachsene Triebe, welche nicht wesentlich anders gebaut sind als die übrigen Knospen und Triebe der Pflanze, sich von dieser ablösen; diese Trennung geschieht bei vielen Rhizomen, Knollen und Zwiebeln, ganz einfach dadurch, dass das Mutterorgan nach und nach von hinten her abstirbt, so dass die Verbindung zwischen ihren Verzweigungen aufgehoben wird (Fig. 113, 114, 118, 119, 120 usw.). Besonders bei den horizontalen Rhizomen ist diese Fortpflanzungsart gewöhnlich, und viele Pflanzen verdanken eben dieser Fortpflanzungsart ihren grossen Reichtum an Individuen und ihre Weiterverbreitung, z. B. viele an Süsswasser wachsende Sumpfpflanzen (Phragmites, Scirpus lacuster und andere; vergl. S. 76). — Andere Beispiele für reiche Fortpflanzung und Teilung sind: Lemna, Azolla, Elodea canadensis, Stratiotes, Hydrocharis.

303. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten durch Sporen. Viele Pflanzen gehen einen Schritt weiter als die in § 302 genannten und bringen Organe hervor, welche in besonderer Weise zur Fortpflanzung eingerichtet sind; sie heissen Sporen, welche jedoch in sehr verschiedener Weise entstehen und je nachdem verschiedene Namen tragen.

Schwärmsporen. Bei vielen in Wasser lebenden Algen und Algenpilzen (Fig. 375, S. 340; Fig. 412, S. 424) übernehmen nackte, mit Cilien ausgerüstete, meist ei- oder birnförmige Zellen mit Eigenbewegung, Schwärmsporen (Zoosporen), die Fortpflanzung; sie sind mit Geisseln (Cilien), welche in der Hautschicht entspringen, und meist auch mit pulsierenden Vakuolen und je einem roten „Augenfleck" ausgerüstet (Fig. 412, S. 424). Die Cilien sitzen meist an dem bei der Bewegung nach vorn stehenden Ende in einer Zahl von eins, zwei, vier oder in einem ganzen Kranz

(Oedogonium); bei Vaucheria sitzen kleine Cilien in sehr grosser Menge paarweise an dem ganzen Körper (siehe S. 127). Die Schwärmsporen tummeln sich unter Umdrehungen des Körpers um die Längsachse durch Schwingen der Cilien im Wasser umher; endlich setzen sie sich fest, umgeben sich mit einer Zellwand und wachsen zu einer neuen Pflanze aus (Fig. 412). — (Andere Beispiele siehe Fig. 16, S. 12: bei *B* hat die Zelle vier Schwärmsporen gebildet; Fig. 442, S. 479: bei *a* bildet jede Zelle zwei Schwärmsporen wie die in Fig. *b* abgebildete).

Sporen und Konidien. Bei den Pilzen und einer Reihe von Algen werden ausserordentlich kleine Körper ohne Eigenbewegung von meist ellipsoïdischer oder kugelrunder Form gebildet, welche nach der Trennung von der Mutterpflanze keimen und zu neuen Pflanzen werden können. Wir nennen sie Sporen und unterscheiden folgende Typen:

Sporangiosporen (Endosporen) werden ebenso wie die Schwärmsporen zu mehreren in einer Zelle gebildet. So entstehen bei den Mucoraceen zahlreiche Sporen im Innern kugelrunder Sporangien, deren Wände nach der Reifung der Sporen gesprengt werden (Fig. 10). Bei den Ascomyceten

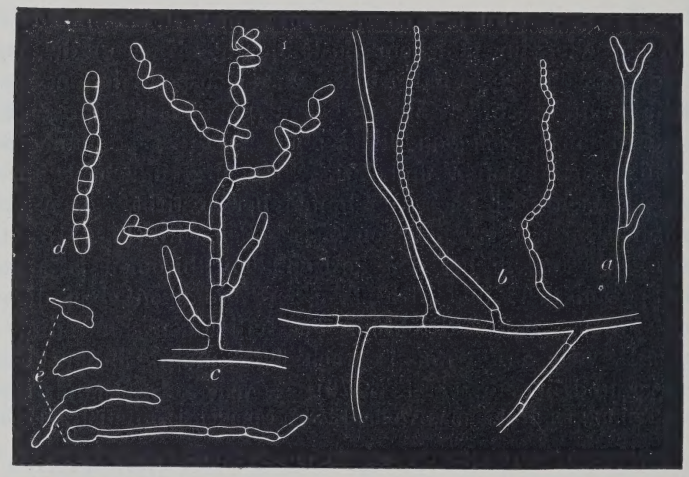


Fig. 432. *Oidium lactis* (Milchschimmel). *a* Ende einer Hyphe; *b* und *c* Hyphen, deren aufsteigende Zweige in Oidien zerfallen; *d* eine Reihe von Oidien, in Teilung begriffen; *e* keimende Oidien. (E. Chr. Hansen.)

entsteht eine bestimmte Anzahl von Ascosporen (meist acht) durch freie Zellbildung in gestreckt-keulenförmigen Zellen, Asci (Fig. 185), aus welchen sie im allgemeinen durch Ausschleudern frei werden. Auch bei den Bakterien bildet sich im Innern der Zelle eine einzelne Spore durch freie Zellbildung.

Durch Abschnürung werden bei zahlreichen Pilzen die sogenannten Konidien (*κονία* Staub) gebildet, besonders bei Ascomyceten, z. B. Penicillium (Fig. 433), Aspergillus (Fig. 434), bei Aecidium und anderen. Hier kann die einzelne Zelle in der Regel an der gleichen Stelle, am gleichen

„Sterigma“, mehrere Sporen hintereinander hervorbringen, so dass die Sporenketten entstehen. Bei den Basidiomyceten entstehen Basidiosporen in bestimmter Anzahl, gewöhnlich vier, anscheinend ebenfalls durch Zellabschnürung am Ende von Sterigmen; doch tritt der gesamte Inhalt der

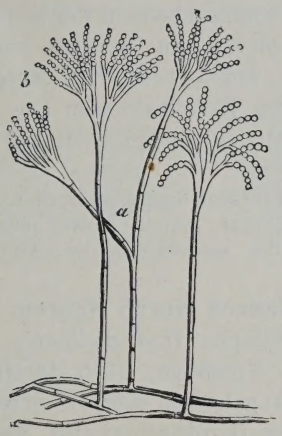


Fig. 433. *Penicillium.* (Wossidlo.)

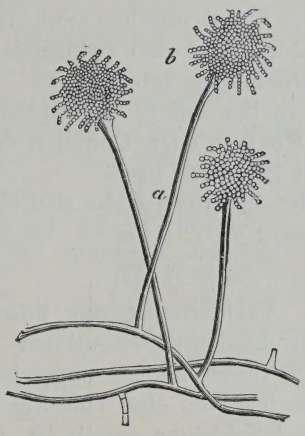


Fig. 434. *Aspergillus.* (Wossidlo.)

Basidien mit Ausnahme eines unbedeutenden plasmatischen Restes in die Sporen aus, so dass wir von einer Zellabschnürung im eigentlichen Sinne doch nicht sprechen können (Fig. 182). Diese Sporen werden abgeworfen.

Bei bestimmten Mucorarten, den Ustilagineen, den Uredineen und anderen, bilden sich an manchen Stellen der Hyphen inhaltsreiche Zellen, welche sich mit einer mehr oder weniger dicken Wand umgeben und dadurch dazu befähigt werden, Austrocknung und andere ungünstige Einwirkungen zu ertragen. Man bezeichnet sie als Chlamydosporen (*χλαμύς*, Kappe). In einigen Fällen zieht sich der Inhalt zuerst von der Wand in die Enden der Zellen zurück, und innerhalb der alten Zellwand bildet sich eine neue; in andern Fällen tritt diese Kontraktion des Zellinhalts nicht ein, trotzdem aber wird eine neue Wand innerhalb der alten gebildet. In wieder andern Fällen unterbleibt die Neubildung der Zellwand, und der Prozess besteht dann darin, dass die Hyphen in eine Anzahl von Gliedern geteilt werden, welche sich durch Spaltung der Wand zwischen den Zellen voneinander loslösen (Oïdien); eine derartige einfache Vermehrung hat z. B. der Milchschimmel (Oïdium lactis; Fig. 432), dessen Zellfäden sich senkrecht von dem im Substrat (Milch usw.) lebenden Mycel in die Luft erheben und sich in eine Reihe sehr kurzer Glieder teilen, welche sich bald voneinander lösen und von den Luftströmungen über weite Strecken hin fortgetragen werden können; sie keimen und bringen neue Mycelien hervor (Fig. 432*e*).

Ähnliche Sporenbildung kommt bei verschiedenen Süsswasseralgen vor. Bei verschiedenen Chaetophoraceen und Ulotrichaceen zieht sich der Zellinhalt ein wenig von der Wand zurück und umgibt sich innerhalb dieser

mit einer neuen Wand. Diese Aplanosporen (*α*-privativum, *πλάνης* umherschweifend), welche eine Art von Dauersporen darstellen, sind jedenfalls in vielen Fällen Schwärmsporenanlagen, welche nicht zum Ausschwärmen gelangt sind. Bei vielen blaugrünen Algen (Cylindrospermum, Anabaena, Nostoc und anderen) bilden sich ähnliche Dauersporen, welche ebenfalls mit einer dicken Wand versehen sind, aber ohne vorausgehenden Zellverjüngungsprozess gebildet wurden (Akineten, von *α*-privativum, *κινητός* beweglich). In anderen Fällen erhalten die Akineten keine besonders ausgebildete Membran, so bei den Chamaesiphonaceen, den Fadenbakterien (wo man sie auch als Kokken oder Gonidien bezeichnet); sie entsprechen am ehesten den Oidien bei den Pilzen.

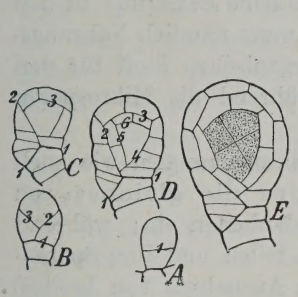
Bei den Flechten bilden sich teils Sporen (in der Regel Askosporen), oft aber ausserdem noch Soredien, d. h. kleine runde Körper, welche sowohl aus Hyphen als Gonidien bestehen; sie werden aus dem Thallus ausgestossen und können neue Pflanzen bilden (vergl. S. 348).

304. Vermehrung der höheren Pflanzen durch Sporen. Moose, Farne, Schachtelhalme (Equiseten) und Bärlappe (Lycopodinen) pflanzen sich, ausser durch andere ungeschlechtliche Vorgänge, auch durch Sporen fort. Diese letzteren sind einzellige, meist kugelrunde Körper, deren Membran in zwei Schichten geteilt ist, eine innere (Endosporium), welche bei der Keimung zum Keimschlauch auswächst, und eine äussere (Exosporium), welche cutinisiert ist und zum Schutze des Inhaltes, namentlich gegen starke Verdunstung dient. Diese Sporen werden in aufspringenden Sporangien gebildet (Kapseln). Bei den Moosen öffnen sich diese Sporangien (Kapseln) mit Klappen oder einem Deckel und entwickeln sich auf dem vegetativen Körper (entweder einem Thallus oder einem blattragenden Spross). Bei den Farnen sitzen die Sporangien in Gruppen (Sorus) im allgemeinen auf der unteren Seite der Laubblätter (Sporophylle), und bei den Schachtelhalmen und Bärlappen auf eigentümlichen, hochblattähnlichen Sporophyllen, welche zu einem dichten ährenähnlichen Spross (einer einzelnen und sehr primitiven Blüte; Fig. 491) gesammelt sind.

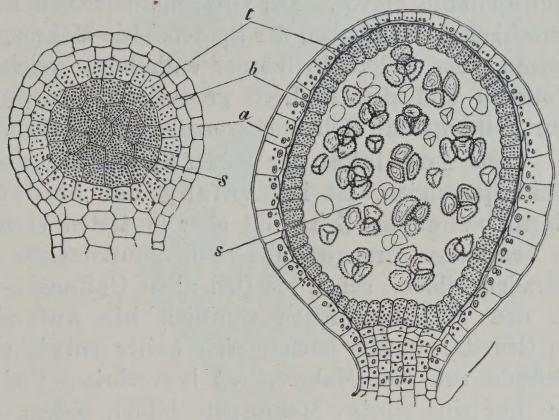
Die Zellteilungen, welche sich in den Sporangien abspielen und zur Bildung der Sporen führen, enden mit der Tetradenteilung, von welcher auf S. 136 die Rede war; in jeder Mutterzelle werden schliesslich vier Sporen, eine „Tetrade", gebildet (Fig. 436). Die Form der Sporen hängt von den näheren Umständen bei der Teilung ab; wenn sich die Zellkerne vor der Membranbildung in Tetraëderform ordnen, so werden die Sporen kugeltetraëdrisch, d. h. fast kugelförmig, mit drei flacheren Flächen an den Seiten, wo sie an die Schwestersporen angrenzten; in anderen Fällen werden sie eher oval oder ellipsoïdisch, bilateral.

Als Beispiel für die Entwickelung eines solchen Sporangiums mag ein gewöhnlicher (leptosporangiater) Farn angeführt werden. Sie spielt sich folgendermassen ab: Eine einzelne Epidermiszelle wächst aus und teilt sich durch eine Querwand in eine Stiel- und eine Endzelle (Fig. 435 *A*), welche sich beide weiter teilen. Aus der Endzelle geht das Sporangium selbst hervor. Zuerst entstehen vier Wände, welche zueinander stehen wie die Wände in der tetraëdrischen Scheitelzelle einer Farnwurzel (Fig. 235, S. 194). Dadurch entsteht eine mittlere tetraëdrische Zelle (*C*, *D*), die

Urmutterzelle der Sporen (das Archespor), umgeben von einer Zellschicht, welche durch fortgesetzte Teilungen die Wandung des Sporangiums bildet. Das Archespor erscheint in Fig. 435 *E* in vier (schattierte) Zellen geteilt; diese sind von einer Hüllschicht, der sogenannten „Tapetenschicht", umgeben, deren Zellen während der Entwickelung der Sporen zugrunde geht, indem sie Bildungsstoffe für die Sporen liefern; das Archespor bildet ferner sechzehn Sporenmutterzellen, aus welchen durch Tetradenteilung je vier Sporen hervorgehen.



435



A 436 *B*

Fig. 435. Entwickelung eines Farnsporangiums. — Fig. 436. Sporangien von Selaginella. *A* jung, *B* älter (deutliches Mikrosporangium); *s* Sporogener Zellkomplex oder Tetraden; *t* Tapetenschicht; *b* eine Wandschicht; *a* Epidermis. (Sachs.)

Bei den Eusporangiaten (anderen Farnen, Equisetum und den Lycopodinen) geht eine Gruppe von Epidermiszellen Teilungen ein und legt nach aussen die Wand, nach innen zu eine einzelne oder mehrere Zellen als Archespor an, welche durch fortgesetzte Teilungen erst Mutterzellen und endlich durch Tetradenteilung dieser letzteren Sporen bilden (Fig. 436 *D*, *s*). Innerhalb der Wand liegt ebenso wie bei den Leptosporangiaten um die Sporenmutterzellen herum eine Schicht, die Tapetenschicht, welche während der Reifung des Sporangiums zur Auflösung kommt und wohl zur Ernährung der Sporen dient (Fig. 436 *B*, *t*).

Die Sporen sind Fortpflanzungsorgane, welche ausgesät werden und durch Keimung eine Pflanze hervorbringen können (Vorkeim oder bei den Moosen Vorkeim samt den durch Knospenbildung auf diesen entwickelten Moospflanzen), auf welcher Befruchtungsorgane entstehen. Diese Pflanze heisst daher Gamophyt im Gegensatz zu der durch die Befruchtung entstandenen Pflanze, welche Sporangien hervorbringt und Sporophyt heisst. (Bei den Moosen und allen höheren Pflanzen besteht ein regelmässiger Generationswechsel: aus der Spore entsteht ein Gamophyt und auf diesem findet Befruchtung statt, deren Resultat ein neuer Sporophyt ist; näheres § 322.)

304 a. Isospore und heterospore Pflanzen. Alle Moose, alle jetzt lebenden Schachtelhalme und die meisten Farne, sowie die Lycopodinen-Genera Lycopodium, Psilotum und Phylloglossum führen nur eine Art von Sporen, sie sind isospor oder homospor. Die Wasserfarne (Salvinia,

Azolla, Pilularia, Marsilia), eine Reihe von ausgestorbenen Equisetinen sowie Selaginella und Isoëtes sind heterospor, d. h. sie haben zweierlei Sporen, welche in Grösse deutlich verschieden sind, wonach man sie als Mikrosporen und Makrosporen unterscheidet. Sie sind aber auch qualitativ verschieden; die Mikrosporen bringen nämlich bei der Keimung eine männliche Pflanze, die Makrosporen dagegen eine weibliche Pflanze hervor. Der Grössenunterschied findet seine Erklärung in den verschiedenen Aufgaben der Sporen. Die Makrospore muss nämlich Nahrungsvorräte oder Chlorophyllkörner enthalten, welche organischen Stoff für den Vorkeim und den Embryo produzieren können, während die Mikrosporen nur befruchtende Zellen hervorzubringen haben.

Die Entwickelung beider Sporangien, der Mikrosporangien wie auch Makrosporangien, ist im Anfang bei beiden ganz die gleiche; von einem bestimmten Zeitpunkt aber an treten Verschiedenheiten ein; während in den Mikrosporangien alle Sporenmutterzellen sich teilen und ihre Sporentetraden bilden, gehen sie (bei allen Gattungen mit Ausnahme von Isoëtes) in den Makrosporangien sämtlich bis auf eine einzige Mutterzelle zu Grunde, welche letztere sich weiter entwickelt und entweder eine ganze Tetrade von vier Makrosporen hervorbringt (bei Selaginella; Fig. 436) oder gar nur eine einzige Makrospore bildet, indem die drei anderen Sporen der Tetrade unterdrückt werden (Wasserfarne).

Unter Verweisung auf das folgende mag hier nur erwähnt werden, dass sich die Mikrosporangien bei den Phanerogamen (den Samenpflanzen, Blütenpflanzen) unter der Bezeichnung „Pollensack“ und die Makrosporangien unter der Bezeichnung Samenknospe oder häufiger mit dem irreführenden Ausdruck „Ei“ wiederfinden, von welchen jedes einzelne nur eine Makrospore, den sogenannten Embryosack enthält. Beim Übergang von den Kryptogamen zu den Phanerogamen erfährt der Befruchtungsmodus weitergehende Veränderungen und es tritt Samenbildung auf; vergl. hierüber weiter unten.

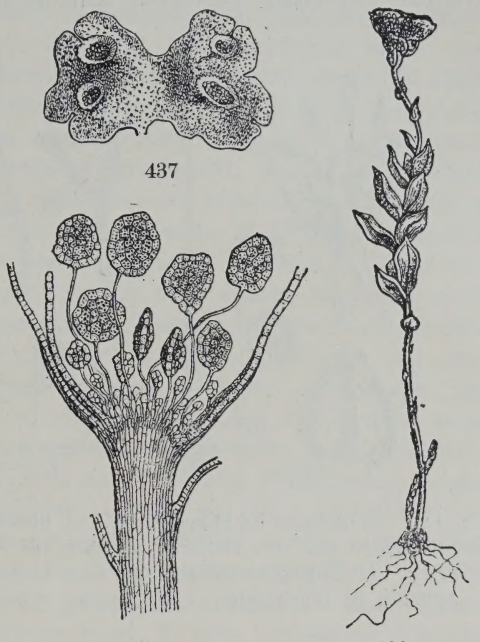
305. Fortpflanzung höherer Pflanzen durch Brutknospen. Ausser der in § 302 besprochenen, mehr zufälligen Fortpflanzung durch abgetrennte Knospen oder Sprosse finden sich bei den Moosen und vielen höheren Pflanzen Knospen von besonderer, zur Vermehrung eigens eingerichteter Art.

Viele Moose besitzen solche Knospen; sie heissen hier Brutknospen. Bei Marchantia beispielsweise sitzen sie auf kurzen Stielen in kleinen Vertiefungen auf der Oberfläche des Thallus (Fig. 437); bei Tetraphis pellucida stehen sie in ähnlichen Behältern am Ende der Triebe und sind hier länger gestielt (Fig. 438, 439).

Bei vielen Farnen (z. B. Asplenium bulbiferum und anderen) entstehen Triebe auf den Blättern; bei Cystopteris bulbifera haben sie sogar Zwiebelform und fallen leicht ab. Auch viele andere Pflanzen bilden auf ihren Blättern Knospen (Bryophyllum, Cardamine pratensis, Drosera, Malaxis paludosa u. a.; Fig. 91 und 92, S. 60). Der Übergang von der einfachen Fortpflanzung durch Teilung der geophilen Sprosse zur Fortpflanzung durch besondere Organe ist ganz unmerklich. Solche Übergänge können wir an den Pflanzen verfolgen, deren Triebe Ausläufer der einen oder anderen Art bilden.

Oberirdische Ausläufer finden wir z. B. bei der Erdbeere (Fragaria), Potentilla anserina, Ajuga reptans, Glechoma hederaceum, Ranunculus repens, welche niederliegende, dünne und sehr langgliedrige Triebe bilden, aus deren Knoten Wurzeln hervorbrechen, so dass die Knospen an der Erde befestigt werden (natürliche „Ableger"; Fig. 40). Dadurch, dass die dazwischenliegenden Stengelglieder bald absterben und verfaulen, werden die Triebe mit ihren Knospen frei und bilden dann selbständige Exemplare der Art.

Unterirdische Ausläufer von ähnlichem Bau, aber farblos, spielen im Leben vieler Arten eine grosse Rolle (z. B. Tussilago Farfara [Fig. 118, S. 76], Phragmites, Circaea lutetiana [Fig. 120, S. 77] usw.), und ganz dieselbe Rolle spielen die sprossbildenden Wurzeln, mit welchen viele Pflanzen ausgerüstet sind und welche ein so wichtiges Verbreitungsmittel darstellen (Ackerdistel, Sonchus arvensis usw.; Fig. 89, 90, S. 59).



437 438 439

Fig. 437. Ein Stück von *Marchantia* ($^1/_1$) mit vier Bechern, welche Brutknospen enthalten. — Fig. 438 und 439. *Tetraphis pellucida.* Das Ende eines Triebes im Längsschnitt mit den gestielten Brutknospen, und ein vollständiger Trieb (schwach vergrössert). (Sachs.)

Einen Schritt weiter gehen die Ausläufer, welche mit Speicherorganen abschliessen, z. B. die Kartoffel (Fig. 124, S. 79), Trientalis europaea, Circaea alpina, Stachys palustris und tuberifera (oder affinis), welche alle Knollen bilden. Bei Epilobium palustre dagegen bildet sich ein zwiebelförmiges Überwinterungs- und Brutorgan am Ende der fadenförmigen Ausläufer (Fig. 440).

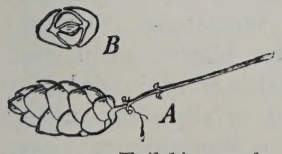


Fig. 440. *Epilobium palustre (A)*; Brutzwiebel im Querschnitt *(B)*. (E. Warming.)

Am weitesten gehen die Arten, welche Brutknospen (Bulbillen) hervorbringen. Wir verstehen darunter oberirdische, vegetative Fortpflanzungsorgane, welche sich von selbst von der Mutterpflanze loslösen. Sie müssen daher ebenso wie andere Speicherorgane mit Speichernahrung ausgerüstet sein und erscheinen dann entweder als Zwiebeln oder als Knollen. Zwiebelform haben sie z. B. bei Arten

von Allium (Fig. 441 *A*), Dentaria bulbifera, Fourcroya und Agave-Arten, in deren Blütenständen sie an Stelle der Blüten auftreten, bei Lilium bulbiferum (in den Laubblattachseln); hierher gehören auch die zu Unrecht „vivipar“ (lebendig gebärend) genannten Gräser (Fig. 441 *B*). Stamm-

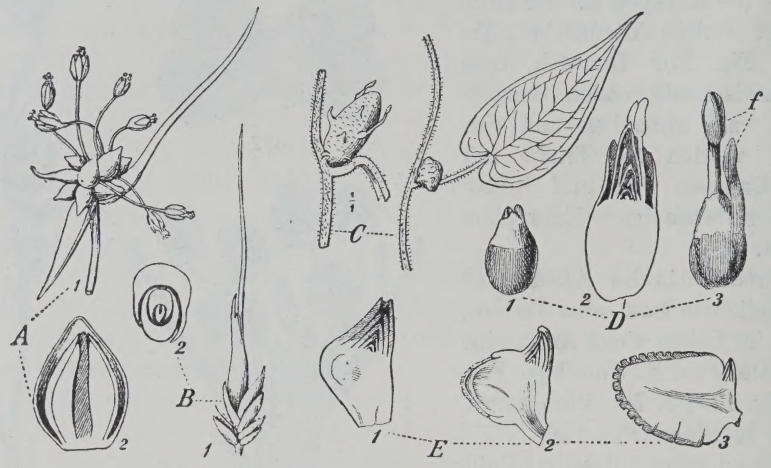


Fig. 441. Brutknospen bei Phanerogamen. *A* Blütenstand von *Allium (1)* mit einer Brutknospe im Längsschnitt *(2)*. *B* „Vivipares“ Ährchen von *Poa bulbosa*; *2* Querschnitt. *C Dioscorea bulbifera*. *D Polygonum viviparum*; *2* im Längsschnitt; *f* Blätter. *E Globba strobilifera*, Bulbillen im Längsschnitt; *1* das jüngste; *3* das älteste. (Eichler und E. Warming.)

knollen sind sie z. B. bei Polygonum viviparum (Fig. 441 *D*), Arten von Dioscorea (Fig. 441 *C*). Als Wurzelknollen treten sie auf bei Ficaria ranunculoides und der Marantacee Globba (Fig. 441 *E*).

Bei Ficaria erscheinen im Laufe des Sommers kleine weisse, ungefähr ellipsoïdische oder kugelförmige Knollen in den Laubblattachseln; sie sind ebenso wie die Knollen bei Orchis (Fig. 117, S. 74) und Globba Wurzelknollen in Verbindung mit einer kleinen Knospe.

306. Teilbarkeit und Regeneration. Die Fähigkeit der Pflanze zur Regeneration, d. h. zur Bildung neuer Organe an beschädigten Pflanzen oder abgetrennten Pflanzenteilen und zum Ersatz verlorener Teile ist ausserordentlich gross. Am leichtesten werden Organe regeneriert, deren Zellen nicht in den Dauerzustand getreten sind, also z. B. beschädigte Vegetationspunkte. Schneidet man die Spitze einer Wurzel ab, so wird sich nach kurzer Zeit eine neue normale Wurzelspitze bilden, wenn der Schnitt nur in geringem Abstande von der Spitze geführt wurde; wird dagegen der ganze Vegetationspunkt abgetragen, so wird er als solcher nicht ersetzt, sondern es bilden sich ein oder mehrere neue Wurzelzweige, von denen jeder seinen eigenen Vegetationspunkt besitzt. Bei vielen Algen und Pilzen, namentlich bei den niederen Formen, sind ganz kleine Bruchstücke, ja sogar Teile von Zellen, wenn sie nur Zellkern und Protoplasma enthalten (siehe S. 126), imstande, die ganze Pflanze zu reproduzieren.

In den meisten Fällen bringt die Beschädigung nicht eine Wiederherstellung des Verlorenen mit sich, sondern es bilden sich neue Organe, oft von anderer Qualität. Bei den Moosen können in vielen Fällen sogar ganz kleine isolierte Gewebspartien neue Pflanzen bilden. Bei den höher organisierten Pflanzen ist die Fähigkeit zu Neubildungen geringer, immerhin aber im ganzen genommen ziemlich verbreitet. Es war früher schon, bei Gelegenheit der Besprechung der Polarität bei den Pflanzen, davon die Rede (siehe Fig. 403). Einige Arten besitzen in hohem Grade diese Fähigkeit, Neubildungen nach Beschädigungen hervorzubringen, so z. B. die Wurzeln von Taraxacum und mehreren anderen Unkräutern, welche sehr leicht Wurzelsprosse (siehe S. 59) bilden. Scheiben von Wurzeln des Meerrettigs von nur 1,5 mm Dicke, welche nicht mehr als etwa 20 Zellagen enthalten, sind schon imstande, neue Pflanzen hervorzubringen, während z. B. aus dem Innern der Kartoffelknolle viel grössere Stücke, etwa 4 ccm, notwendig sind, um neue Sprosse und Wurzeln entstehen zu lassen. Wenn solche Bruchstücke ganze Pflanzen reproduzieren, so gehen die Neubildungen von dem Cambium oder anderen Bildungsgeweben aus; doch ist keineswegs notwendig, dass Bildungsgewebe von vornherein vorhanden sind: wenn man bestimmte Blätter (z. B. von Begoniaarten) durchschneidet, so gehen Neubildungen sogar von den Epidermiszellen aus. In allen Fällen aber entsteht durch Zellteilung zuerst ein kleinzelliges Gewebe mit dem Charakter von Bildungsgewebe, bevor die definitiven Organe gebildet werden. Besonders bei baumartigen Organen, namentlich am Grunde von Zweigstücken, entsteht als Folge der Verwundung gewöhnlich zuerst ein sogenannter Callus (über eine ganz andere Bedeutung des Wortes vergl. S. 245). Hierunter versteht man ein Gewebe, welches durch lebhaftes Wachstum der unter der Wundfläche liegenden Zellen zustande kommt; die Zellen teilen sich meist in der Weise, dass jede zu einer kürzeren oder längeren Zellreihe mit ausgeprägtem Spitzenwachstum wird. Die Callusbildung geht namentlich vom Cambium aus, kann aber auch durch Mark- und andere Parenchymzellen in die Wege geleitet werden, wogegen die Zellen des ausgewachsenen Holzes an dieser Bildung nicht teilnehmen. Daher kommt es, dass blossgelegte Holzteile erst nach und nach mit einem Callus überwachsen können. Im Holze treten übrigens nach Verwundung Veränderungen ein, welche ganz der Kernholzbildung entsprechen (S. 278); die Gefässe werden durch Thyllen (S. 242), Harz oder Gummi verstopft. Auch bei rein krautigen Pflanzenteilen kann ein Callus gebildet werden, doch wird die Wunde hier meist nur durch Wundkork (S. 221) verheilt. In der Umgebung des Callusgewebes entsteht bald Kork, und in seinem Innern wird ein neues Cambium gebildet, welches der Oberfläche des Callusgewebes parallel liegt, und den Ausgangsort für die verschiedenen Neubildungen bildet. Die Beschaffenheit der Neubildung hängt von dem Zustande ab, in welchem die ganze Pflanze zu dem Zeitpunkt der Beschädigung sich befand. Wenn man z. B. durch Verwundung Knospenbildung an abgeschnittenen Begoniablättern hervorruft, so kommen diese Knospen viel früher zur Blüte, wenn die Blätter

von einer blühreifen, als wenn sie von einer nicht blühreifen Pflanze stammen.

Künstliche Vermehrung wird im Gartenbau viel angewandt und in verschiedener Weise ausgeführt; Knospen oder ausgebildete Sprosse werden sofort oder nach und nach von der Mutterpflanze losgelöst und als selbständige Exemplare oder als Teile anderer Pflanzen (Transplantation) zu weiterer Entwickelung gebracht. Einen Steckling nennen wir jeden Teil einer Sprossachse, seltener einer Wurzel oder eines Blattes (z. B. Begonia, Gloxinia u. a. m.), welcher gleich vollständig von der Mutterpflanze abgelöst und durch Einsetzen in feuchte Erde oder Wasser zur Bewurzelung gebracht wird. Als Ableger bezeichnet man Triebe, welche man Wurzel schlagen lässt, während sie noch in normaler oder, z. B. durch einen Einschnitt, in unvollkommener Verbindung mit der Mutterpflanze sind, und welche von dieser erst nach der Wurzelbildung getrennt werden. Die Transplantationsmethoden sind sehr verschiedener Art. Unter Okulieren versteht man das Einsetzen einer Knospe („Auge") mit dem unmittelbar daran grenzenden, schildförmig zugeschnittenen Rindenteil, unter Veredelung (Pfropfen) das Einsetzen eines knospentragenden Zweiges („des Edelreises") auf den Stengel oder die Wurzel einer anderen (oder derselben) Pflanze („die Unterlage"). Wir kennen übrigens viele Formen von Veredelung. Unter Absäugen (Ablaktieren) versteht man eine Art der Veredelung, bei welcher das Edelreis in Verbindung mit seiner Mutterpflanze bleibt, bis es mit seiner „Unterlage" verwachsen ist. Die Wechselwirkungen zwischen dem durch Transplantation überführten Pflanzenteil und seiner neuen Unterlage bieten in mancherlei Hinsicht interessantes.

Kap. 45. Fortpflanzung der Kryptogamen durch Geschlechtszellen.

307. Viele der niedersten Pflanzen vermehren sich nur auf ungeschlechtlichem Wege („agame Fortpflanzung"), z. B. alle Bakterien, Cyanophyceen, eine ganze Reihe von höheren Pilzen (Basidiomyceten); ebenso viele Moose und einzelne andere Pflanzen. Bei anderen kommt fast nur ungeschlechtliche Fortpflanzung vor, z. B. bei mehreren Arten der Wasserlinse (Lemna), welche fast nie blühen, ferner bei einer Reihe von Kulturpflanzen, welche sehr lange Zeit hindurch immer auf ungeschlechtlichem Wege durch Stecklinge, Ableger u. dergl. vermehrt worden sind, z. B. Zuckerrohr, Banane (Musa). Bei allen anderen aber findet auch geschlechtliche Fortpflanzung statt, oft einfach „Fortpflanzung" im Gegensatz zur „vegetativen Vermehrung" benannt. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden Zellen von zweierlei Art (Geschlechtszellen, sexuelle Zellen, generative Zellen) gebildet, von denen in der Regel keine für sich imstande ist, sich weiter zu entwickeln, welche aber durch Verschmelzen einen

Keim im weitesten Sinne, d. h. eine entwickelungsfähige Anlage zu einem neuen Organismus bilden können.

Diese Zellenvereinigung, von welcher bereits auf S. 140 bis S. 143 die Rede war, geht im wesentlichen in gleicher Weise durch das ganze Pflanzenreich hindurch, wird aber in der mannigfaltigsten Weise eingeleitet. Wir unterscheiden zwischen zwei Hauptformen, der Kopulation und der Befruchtung. Bei Algen und Pilzen kommt sowohl Kopulation als auch Befruchtung vor (siehe S. 140), bei den übrigen Pflanzen kennen wir nur Befruchtung.

308. Die Algen. Bei der Kopulation („Isogame Fortpflanzung") sind die beiden Geschlechtszellen (siehe S. 140) einander in Grösse und Aussehen so gleich, dass man kaum einen anderen Unterschied zwischen ihnen entdecken kann, als dass die eine gelegentlich ein wenig kleiner ist als die andere. Sie heissen Gameten (*γαμέτης* Gatte), und der durch ihre Verschmelzung gebildete einzellige Keim heisst Zygote (oder Zygospore; *ζυγωτός* gepaart; *ζυγόν* Joch). Kopulation spielt sich unter zwei Hauptformen ab, mit schwärmenden (eigenbeweglichen) und mit nichtschwärmenden Gameten.

A. Die Gameten sind Schwärmzellen („bewegliche Gameten" oder „Planogameten", von *πλάνος* umherstreifend; Zoogameten). Beispiel: Ulothrix. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dieser Alge bilden sich in jeder Zelle nur zwei, dafür aber grosse und mit vier Cilien versehene Schwärmsporen (Fig. 412, S. 424 und Fig. 442 *a*, *b*). Die Gameten

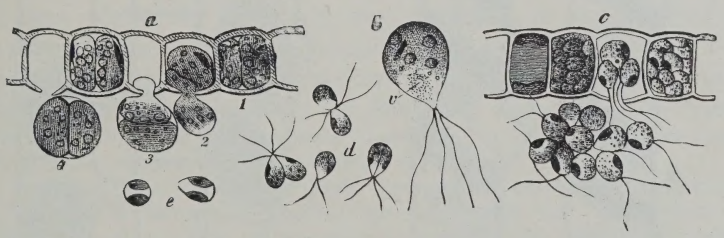


Fig. 442. *Ulothrix zonata*. *a* Stück eines Fadens mit Schwärmsporen; *1, 2, 3* und *4* aufeinander folgende Stadien im Freiwerden der Schwärmsporen; *b* eine Schwärmspore; *v* die pulsierende Vakuole; *c* Stück eines Fadens mit Gameten; *d* copulierende Gameten; *e* Zygoten. (Dodel.)

dagegen werden in jeder Zelle in grosser Zahl (16) gebildet, sind aber kleiner und besitzen nur zwei Cilien; sie gleichen im übrigen darin den Schwärmsporen, dass sie nackte, eiförmige Zellen mit rotem Augenfleck darstellen (Fig. 442 *c* bis *e*). Häufig sind einige der Gameten etwas grösser als die übrigen. Bei der Kopulation vereinigen sich die Gameten zuerst mit dem farblosen Vorderende, darauf mit den Seiten *(d)*. Die Zygote ist anfangs eine mit zwei Augenflecken und vier Cilien ausgerüstete Schwärmzelle *(d)*, verliert dann aber die Cilien und die Beweglichkeit, rundet sich ab und umgibt sich mit einer Membran *(e)*. Sie wächst zu einem einzelligen runden Individuum aus, welches Schwärmsporen wie die in Fig. *b*

bildet; diese letzteren wachsen wieder zu Ulothrixfäden aus (wie in Fig. 412, S. 424).

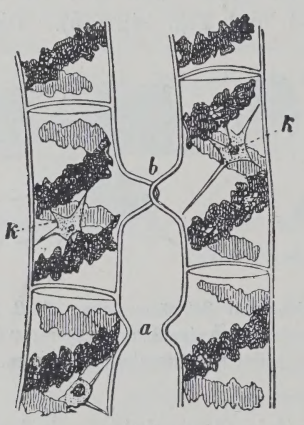
Bei vielen anderen Chlorophyceen und einzelnen Braunalgen findet die gleiche Gametenkopulation statt, z. B. bei Haematococcus (Fig. 16 *D—G*, S. 12, Sphaerella), den Ulvaceen, Hydrodictyum; unter den Braunalgen bei den Ectocarpaceen.

Wenn die Algen sowohl Schwärmsporen als Planogameten führen, sind die ersteren im allgemeinen die grösseren und haben mehrere Cilien, z. B. vier, während die Gameten deren nur zwei besitzen (Fig. 442). Nur selten (z. B. bei Acetabularia) hat man mehr als zwei Gameten in Kopulation gesehen.

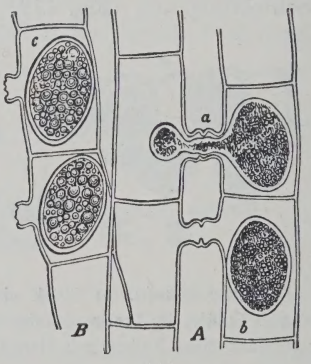
Bei einigen ist der Unterschied zwischen Gameten und Schwärmsporen noch so gering und die geschlechtliche Natur der Gameten noch so schwach ausgeprägt, dass diese, wenn sie nicht zur Kopulation kommen, direkt ohne Kopulation keimen können; doch entstehen in solchen Fällen, vielfach wenigstens, schwächere Keimpflanzen (Ulothrix, Hydrodictyum, Ectocarpus).

B. Aplanogameten (nicht schwärmende Gameten) finden wir in gewissen Ordnungen der Algen, namentlich bei den Conjugaten und den Diatomeen.

Die Conjugaten. Als Beispiel mag Spirogyra dienen, eine unverzweigte fadenförmige Chlorophycee mit schraubenförmigen Chromatophoren (Fig. 443). Zwei Zellfäden, welche gelegentlich in der Form der Zellen ein



443



444

Fig. 443. *Spirogyra longata.* Die Kopulationszweige wachsen aus *(a, b)*; *k* Zellkern. — Fig. 444. *A* Kopulation. Die Kopulation ist weiter vorgeschritten. *a* der eine Gamet ist im Begriff, mit dem anderen zu verschmelzen; *b* die Verschmelzung ist zu Ende geführt. *B* Stück eines anderen Fadens, die Zygoten sind fertig (die Wand hat doppelte Kontur, im Inhalt sind viele Öltropfen zu sehen). (Sachs.)

wenig voneinander abweichen, legen sich erst parallel nebeneinander, worauf die kopulierenden Zellen kurze Auswüchse gegeneinander ausstrecken, bis sie sich treffen (Fig. 443). An der Berührungsstelle löst sich die Wand

auf, und der gesamte Inhalt einer Zelle gleitet langsam durch den so gebildeten Verbindungskanal in die andere Zelle hinüber und verschmilzt vollkommen mit deren Inhalt (Fig. 444); die gebildete Zygote rundet sich ab, erhält eine Membran und liegt nun frei in dem im übrigen leeren Zellraum (Fig. 444 *B*), bis sie nach einer Ruheperiode zur Keimung kommt. Gewöhnlich wandern sämtliche Zellen des einen Fadens aus (männlich), während sich die Zellen des anderen Fadens sämtlich passiv verhalten (weiblich). — Hierher gehören ferner die Desmidiaceen. — Man findet Arten von Spirogyra, in deren Fäden sowohl männliche als weibliche Zellen vorhanden sind, und in solchen Fällen verschmelzen normalerweise je zwei Nachbarzellen in einem Faden miteinander und bilden eine Spore. Gelegentlich bildet eine Zelle bei Spirogyra usw. ohne Kopulation eine „Azygospore", welche einer Zygote gleicht und ebenso wie diese keimen kann. Die Azygosporen bilden sich unter bestimmten äusseren Verhältnissen, welche man willkürlich hervorrufen kann.

Die Diatomeen (Bacillariaceen, Kieselalgen; siehe S. 9) kopulieren in der Weise, dass die Inhalte zweier Zellen zusammenfliessen und ein bis zwei Sporen bilden. In vielen (den meisten) Fällen teilt sich der Inhalt jeder der beiden Zellen in zwei Gameten, von denen jede mit einer entsprechenden Gamete der anderen Zelle verschmilzt; die beiden Sporen wachsen heran und werden zwei bis drei Mal länger als die Gameten; sie heissen jetzt Auxosporen (*αὔξη* Wachstum). Die Grössenzunahme ist begründet in der auf S. 468 besprochenen, durch die eigentümliche Teilung eintretenden Verkleinerung der Individuen. In anderen Fällen bleibt die Teilung aus, und die Inhalte der zwei Zellen verschmelzen zu einer Auxospore. In vielen anderen Fällen tritt die Auxosporenbildung ohne Kopulation ein, und zwar wächst der Zellkörper aus, nachdem er sich in zwei geteilt hat, also unter Bildung zweier Auxosporen oder auch ohne solche Teilung, also unter Bildung von nur einer Auxospore (besonders bei Planctondiatomeen). Die beiden letzten Formen werden als Fälle von Apogamie betrachtet. Bei Planktondiatomeen hat man „Mikrosporen" gefunden, welche in grösserer Anzahl in den Zellen gebildet werden und nach Karsten kopulieren.

Bei Bakterien und blaugrünen Algen kennen wir keine geschlechtliche Fortpflanzung; bei einem Bakterium (Bacillus sporonema) hat man (Schaudinn) in der neuesten Zeit beobachtet, dass die Sporenbildung durch eine beginnende Zellteilung eingeleitet wird; diese Zellteilung wird nicht durchgeführt, sondern es bildet sich an der Einschnürungsstelle die Spore.

308 a. Befruchtung bei den Algen (oogame Fortpflanzung). Die Befruchtung ist eine höhere Stufe geschlechtlicher Fortpflanzung als die Kopulation, da die Arbeitsteilung zwischen den beiden miteinander verschmelzenden Zellen stärker ausgeprägt ist; sie sind sehr wesentlich in Grösse, Gestalt und Farbe usw. verschieden, und zwar immer derartig, dass die männliche, welche nun „Samenfaden" oder „Spermatozoïd" heisst, viel kleiner ist als die weibliche, welche hier „Eizelle" genannt wird. Die Organe, in welchen sie gebildet werden, heissen Spermogonien[1]) resp. Antheridien und Oogonien[1]). Die männliche Zelle ist meist farblos

[1]) σπέρμα Samen; γόνος Erzeugung, Geburt; ᾠόν Ei.

oder gelblich, während die weibliche grün gefärbt ist. Diese Eigentümlichkeit muss ebenso wie der Unterschied in der Grösse mit dem Umstande in Verbindung gesetzt werden, dass die weibliche Zelle für den sich entwickelnden Keim Vorräte enthalten oder durch Kohlensäureassimilation organisches Nährmaterial schaffen muss, wogegen die männliche Zelle die ganze Entwickelung der neuen Pflanze in Gang zu setzen hat. Folgende Beispiele sollen den Unterschied zwischen den beiden verschiedenen Geschlechtszellen und den verschiedenen Befruchtungsarten klarlegen.

Übergangsformen von der Kopulation zur Befruchtung finden wir beispielsweise bei den Braunalgen. Während sich die grossen Laminariaceen nur durch Schwärmsporen fortpflanzen, lassen andere ihre ungefähr gleichgrossen Planogameten kopulieren, z. B. Ectocarpus siliculosus; bei Zanardinia collaris (Fig. 445) aber ist der Unterschied zwischen den beiden verschmelzenden Zellen viel grösser, wiewohl sie noch beide Schwärmzellen sind. Die Eizellen *(C)* sind eiförmig, am Vorderende mit zwei Cilien versehen und viel grösser als die kleinen, mit zwei nach vorn und hinten gerichteten Cilien versehenen Spermatozoïden *(D)*; nach einigem Umherschwärmen ziehen die Eizellen die Cilien ein, und erst dann tritt Befruchtung *(B, E)* und die Bildung eines Keimes, einer Eispore (Oospore) ein (*F*; *G* in Keimung begriffen).

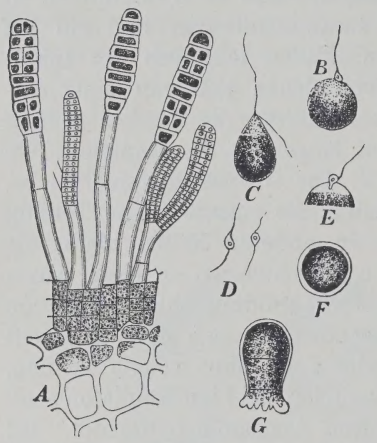


Fig. 445. *Zanardinia collaris.* *A* Teil einer Pflanze mit Antheridien und Oogonien; *B—G* siehe Text. (Reinke.)

Einen Schritt weiter geht z. B. Fucus; hier besitzen die Eizellen keine Eigenbewegung. An den Enden der Thalluszweige findet man Gruppen von kleinen, grubenförmigen Vertiefungen mit engem Eingang (Fruchtbehälter oder Conceptacula). Ihre Wände sind mit Haaren ausgekleidet, zwischen und an welchen die Befruchtungsorgane sitzen. In den ovalen Antheridien wird eine grosse Menge ausserordentlich kleiner Spermatozoïden gebildet, welche länglich sind, einen roten Augenfleck und zwei verschieden lange Cilien an der einen Seite des Körpers besitzen (Fig. 446 *A*). Die Oogonien sind viel grösser und bilden acht sehr grosse, kugelrunde Eizellen. Die Befruchtung geht im Wasser vor sich, wo die Eizellen passiv umhergeführt werden, aber in eine rollende Bewegung kommen können, wenn sie von vielen der lebhaften, sehr viel kleineren Spermatozoïden umschwärmt werden (Fig. 446 *A*). Eine einzige Samenzelle (sehr selten zwei) dringt in die Eizelle ein und verschmilzt mit deren Kern. Die daraus entstehende Eispore (Oospore) bildet sofort eine Membran, setzt sich fest und beginnt zu keimen (Fig. 446 *B*).

Ein anderes Beispiel für verschiedene Fortpflanzungsarten bei nah verwandten Pflanzen bietet die Chlorophyceenfamilie der Volvocaceen.

Ihre am tiefsten stehenden Gattungen sind einzellig und haben Kopulation (siehe Haematococcus, S. 12 und Fig. 16, sowie Chlamydomonas); ebenso finden wir Gametenkopulation bei den mehrzelligen Volvocaceen, Gonium (Fig. 17, S. 12), Stephanosphaera und Pandorina. Bei den höchststehenden aber (Eudorina und Volvox) findet Befruchtung kugelrunder grüner Eizellen ohne Eigenbewegung mit langgestreckten keulenförmigen Samenfäden statt, welche zwei Cilien, einen roten Augenfleck und ein gelbes Chromatophor in dem im übrigen farblosen Körper haben (Fig. 18 und S. 12). Ein anderer Typus von Fortpflanzungsorganen erscheint bei der Chlorophycee Vaucheria. Auf ihrem fadenartigen, einzelligen Körper bilden sich teils stielrunde, häufig gekrümmte Antheridien (Fig. 447) mit zahllosen, farblosen Spermatozoïden mit je zwei Cilien, teils schief eiförmige oder kugelrunde Oogonien *(o)* mit einer grünen Eizelle; beide Organe öffnen sich, die Samenzellen schwärmen aus und dringen in das Oogonium ein, um durch das farblose Vorderende der Eizelle in diese hineinzugelangen *(B)*. Sie werden chemotaktisch durch eine Schleimmasse an der Oogonienmündung angezogen *(B)*. Das Produkt ist eine ruhende einzellige Oospore *(C)*.

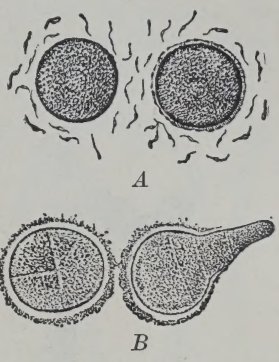


Fig. 446. *A* zwei Zellen des Blasentangs, von Spermatozoïden umschwärmt. *B* zwei junge Keime, der eine in Keimung begriffen. (Thuret.)

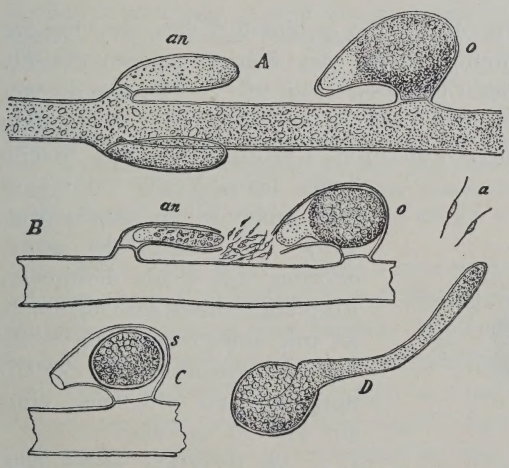


Fig. 447. *Vaucheria ornithocephala*. *A* ein Zweig des Thallus trägt ein Oogonium *(o)* und zwei Antheridien *(an)*. Oogonien und Antheridium sind offen, Samenfäden schwärmen aus; *a* zwei Samenfäden. *C* die Oospore ist reif. *D* Oospore gekeimt. (Walz.)

Die Chlorophycee Sphaeroplea besitzt mehrere grosse kugelrunde Eizellen in jedem Oogonium, welche in diesem letzteren verbleiben; die viel kleineren, langgestreckten mit zwei Cilien versehenen Samenfäden müssen durch Öffnungen, welche in der Wandung des Oogoniums entstehen, in dieses eindringen, um sich mit den Eizellen vereinigen zu können. Die Oospore besitzt eine sehr dicke, geschichtete und warzige Wandung sowie meistens einen roten Inhalt.

Die Chlorophycee Oedogonium hat eine in dem tonnenförmigen Oogonium liegende ellipsoïdische Eizelle (Fig. 448 *A*) und ellipsoïdische Spermatozoïden mit Eigenbewegung, welche den Schwärmsporen *(E)* der gleichen Pflanze darin gleichen, dass sie um das farblose Vorderende einen Kranz von vielen Cilien besitzen, aber kleiner sind als diese (Fig. 448 *B*, *F*, *G*). Bei vielen Arten entstehen die Sperma-

tozoïden in sogenannten Zwergmännchen, welche aus Schwärmsporen hervorgehen und sich in der Nähe des Oogoniums oder an diesem festsetzen (*c*, *d* in Fig. 448 *A*). Durch ein Loch im Oogonium gelangen die Spermatozoïden zur Eizelle, welche an ihrem Vorderende mit einem farblosen „Empfängnis-

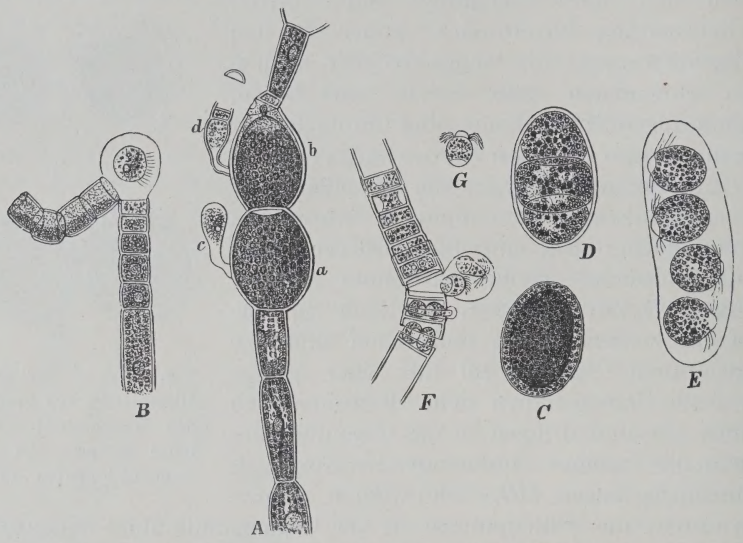


Fig. 448. *Oedogonium ciliatum* und *gemelliparum*; *D*, *E* *Bulbochaete*. (Pringsheim.)

fleck“ versehen ist (siehe auch Fig. 487). Der gebildete Keim, die Oospore (Fig. 448 *C*) bildet bei der Keimung zuerst vier Schwärmsporen (*D*, *E*).

Die Chlorophyceen-Klasse der Characeen (Fig. 25, S. 16) weicht von allen anderen Algen ab und ähnelt den höheren Sporenpflanzen darin, dass die Samenzellen schraubenförmig gedrehte Fäden darstellen, welche dicht beim Vorderende zwei sehr lange Cilien tragen (Fig. 449). Die Eizelle ist gross, eiförmig mit einem deutlichen Empfängnisfleck; das Oogonium ist mit einer besonderen Hülle von schraubenförmigen Zellen umgeben (die Oogonien sind auf Fig. 25 zu sehen).

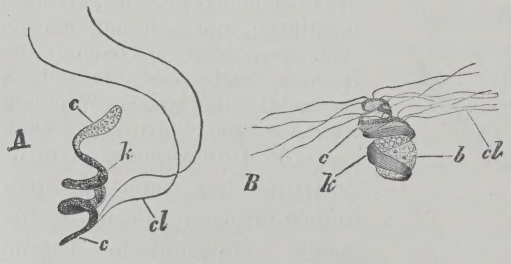


Fig. 449. *A* Samenfäden von Chara und *B* von einem Farn. Der Zellkern *(k)* ist dunkler gehalten; *c* Cytoplasma; *cl* Cilien; *b* Blase. (Shaw.)

Die Rotalgen zeigen ganz andere Befruchtungsverhältnisse. Am einfachsten liegen diese bei Bangia und ihren Verwandten. Die männlichen Zellen sind kugelrunde, zilienlose, beinahe farblose Samenzellen, „Spermatien“, welche zuerst nackt sind, später aber sich mit einer dünnen Wand umgeben. Sie werden passiv im Wasser umhergewirbelt. Zu Eizellen entwickeln sich einige Thalluszellen, indem sie unter anderem einen reichlicheren Inhalt annehmen, und die Befruchtung

geschieht in der Weise, dass ein Spermatium sich aussen auf der Eizelle festsetzt und mit dieser dadurch kopuliert, dass sein Zellkörper durch eine feine Röhre, welche durch die Wand der Eizelle führt, zum Zellkörper der Eizelle hinabdringt und mit diesem verschmilzt. Die befruchtete Eizelle bildet dann durch Teilung einen mehrzelligen Keim, welcher membranlose Sporen ohne Cilien bildet. — Bei anderen Rotalgen liegen die Verhältnisse komplizierter. Die Spermatien sind überall die gleichen; die Eizelle (das Carpogonium) aber ist ein flaschenförmiger Körper, an dessen langem haarförmigem Halse (der Trichogyne) die Spermatien sich festsetzen (Fig. 450). Die Membran löst sich an der Anheftungsstelle auf, so dass der Inhalt des Spermatiums durch die Trichogyne herabwandern und mit der Eizelle verschmelzen kann, wie es Wille bei Nemalion dadurch nachgewiesen hat, dass er die Wanderung des Spermakerns nach abwärts und seine Vereinigung mit der Eizelle verfolgte (Fig. 450). Nach der Befruchtung wird die Trichogyne abgegrenzt und abgeworfen; das Carpogonium wächst dann, z. B. bei Nemalion und Batrachospermum, zu einem neuen Körper, dem Gonimoblasten, aus, dessen Zellen zu sporenbildenden Fäden auswachsen. Manchmal sind die Sporenhaufen nackt, in anderen Fällen aber werden sie von einer Hülle, einer Art von Fruchtwand, eingeschlossen, welche von den anstossenden Zellen gebildet wird.

Fig. 450. *Nemalion multifidum.* *A* Befruchtetes Carpogon; *s* Spermatium. *B*, *C* und *D* zeigen, dass der Kern des Spermatozoïds zur Eizelle hinabwandert und mit ihr verschmilzt. (Nach Wille.)

Bei den meisten Florideen ist das Verhältnis komplizierter; das befruchtete Carpogon wächst nicht direkt zu dem Gonimoblasten (Sporophyten) aus, sondern bildet erst kürzere oder längere, ein bis mehrzellige Fäden (Ooblastemfäden oder sporogene Fäden), welche mit anderen, besonders ausgebildeten Zellen (Auxiliarzellen) verschmelzen. Der Gonimoblast (oder die Gonimoblasten) gehen von der Fusionsstelle, entweder aus dem Ooblastemfaden oder aus einer Fusionszelle oder aus der Auxiliarzelle hervor. In allen Fällen aber stammen die Kerne des Gonimoblasten (und vermutlich auch sein Cytoplasma) vom Ooblastemfaden, also vom Carpogon. Wenn der Gonimoblast aus der Auxiliarzelle hervorgeht, so tritt ein Kern vom Ooblastemfaden in diese ein und übernimmt hier ganz die Rolle eines dieser Zelle eigenen Kernes, während ihr ursprünglicher Kern verdrängt wird und an der weiteren Entwickelung nicht teilnimmt.

309. Die Pilze. Den Algen stehen am nächsten die Algenpilze (Phycomyceten), so genannt, weil so viele von ihnen an das Leben im Wasser gebunden sind und auch andere Ähnlichkeiten mit Algen aufweisen. Wir finden denn auch bei ihnen geschlechtliche Fortpflanzungsvorgänge, welche den Verhältnissen bei den Algen am meisten gleichen. Kopulation von Planogameten ist jedoch nicht bekannt, wohl aber Kopulation von Aplanogameten, und zwar bei den Mucoraceen und ihren Verwandten (Zygomyceten) im Zusammenhang mit dem Leben dieser Pflanzen an der Luft. Bei Mucor z. B. wachsen zwei keulenförmige Hyphenzweige aufeinander zu. Nachdem dann bei jedem der beiden eine Endzelle durch Auftreten einer Querwand abgeteilt worden ist, wird die Wand an der Berührungsstelle zwischen ihnen aufgelöst und die Wände der vereinigten Teile wachsen darauf in Ausdehnung und Dicke (sie werden geschichtet), bis die Zygote fertig ist; diese Zygote ist zwischen den beiden Mycelzweigen

(„Suspensoren“) gewissermassen aufgehängt; sie keimt erst nach Ablauf einer Ruhezeit. Meist sind die beiden kopulierenden Zellen gleich gross. Bei einigen Arten aber ist die eine etwas kleiner als die andere. Ein Geschlechtsgegensatz ist zweifellos vorhanden, welcher sich bei einigen sogar in der verschiedenen vegetativen Energie der Mycelien ausdrückt. Bei Piptocephalis Freseniana bilden die beiden Kopulationszellen ein V und die Zygote kommt an der Spitze des Winkels zur Entwickelung (Fig. 451).

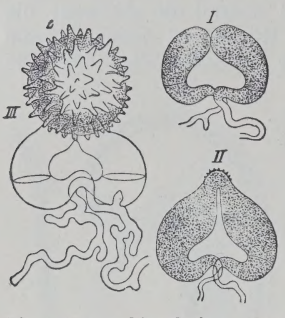


Fig. 451. Kopulation von *Piptocephalis*. *I* die beiden Zellen treffen zusammen; *II* sie werden durch Wände gegen das Mycel abgetrennt, die Wand zwischen beiden hat sich aufgelöst und die Bildung der Zygote wird durch kleine Warzen an der Verschmelzungsstelle angedeutet; *III* das Protoplasma ist von den Suspensoren in die warzige Zygote *(z)* hinüber gewandert. (Brefeld.)

Manchmal wächst die eine Kopulationszelle ohne Kopulation mit der anderen zu einer „Azygospore“ aus, welche einer Zygote gleicht und ebenso wie diese keimen kann.

Bei einigen tritt Befruchtung unter merkwürdigen Formen auf. Am nächsten an die Algen schliessen sich in dieser Beziehung die Oomyceten, speziell Monoblepharis. Dieser Pilz ist ein Saprophyt, dessen ungegliederte Hyphen sich von faulenden Pflanzenteilen in Süsswasser nähren. Sie pflanzen sich teils durch Schwärmsporen, teils durch Oosporen fort; am Ende der Hyphenzweige bilden sich Oogonien mit einer Eizelle (Fig. 452) und Antheridien, deren Samenzellen *(s)* nur eine einzige Cilie besitzen. Die Samenzellen kriechen aus den Antheridien aus und gelangen zu den Eizellen *(s* in *2)*, welche nach der Befruchtung zu stachligen einzelligen Oosporen werden *(3)*. All diese Verhältnisse erinnern in mancher Beziehung an Oedogonium.

Die Peronosporaceen sind sämtlich intercelluläre Parasiten (Fig. 376, 377; S. 340), deren Befruchtungsvorgänge an Vaucheria erinnern.

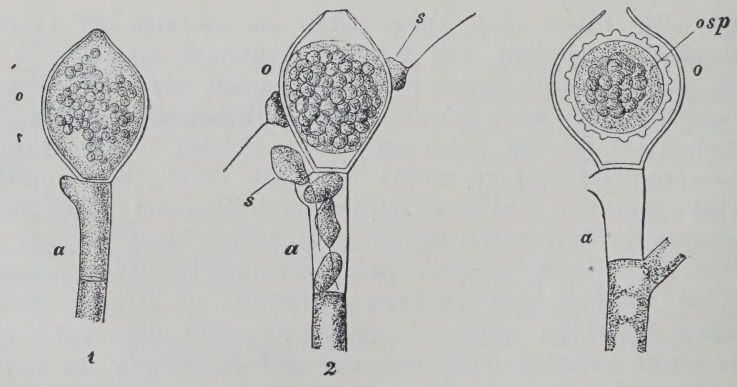


Fig. 452. *Monoblepharis sphaerica*. *a* Antheridium; *o* Oogonium; *s* Spermatozoïden; *1* die Geschlechtsorgane bilden sich; *2* sie haben sich geöffnet, und die Spermatozoïden treten aus; *3* das Antheridium ist geleert und die Oospore *(osp)* ist reif. (Cornu.)

An den ungegliederten Hyphen entstehen kugelförmige Oogonien, aus deren Inhalt eine grosse kugelrunde Eizelle hervorgeht, welche von einem Teil des Protoplasmas, dem sogenannten „Periplasma", umgeben wird (Fig. 453). Die Antheridien sind mehr keulenförmig; sie bohren einen kurzen Zweig (die Befruchtungsröhre) in das Oogonium bis zur Eizelle hinein (Fig. 453 *B*, 488) und durch Öffnung der Spitze dieses Zweiges kann der Inhalt des Antheridiums mit dem der Eizelle verschmelzen, welche sich darauf mit einer Wand umgibt und zur Oospore wird (näheres hierüber in § 320).

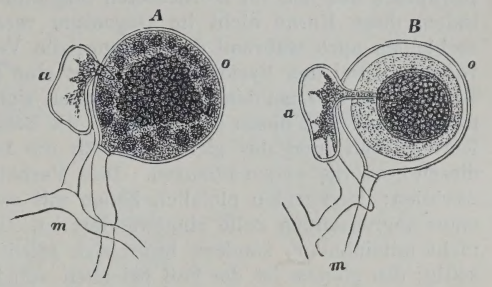


Fig. 453. Befruchtung von Peronospora Alsinearum *a* Antheridien; *o* Oosporen; *m* Mycelium. (De Bary.)

Die Sporenbildung bei den Saprolegniaceen ähnelt derjenigen bei den Peronosporaceen, doch werden im allgemeinen in jedem Oogonium mehrere Eisporen gebildet, und es ist kein Periplasma vorhanden. In einigen Fällen verläuft die Befruchtung in gleicher Weise wie bei Peronospora, in anderen Fällen entwickeln sich die Eizellen zu Sporen von ähnlichem Aussehen wie die Oosporen, indessen ohne Befruchtung; oft unterbleibt sogar die Bildung der Antheridien vollständig.

In wie fern und in welchem Umfang geschlechtliche Fortpflanzung bei den höheren Pilzen vorkommt, darüber gehen die Meinungen noch weit auseinander. Bei einigen Ascomyceten ist jedoch Befruchtung mit Sicherheit nachgewiesen; z. B. bei den Erysipheen wird die Bildung des Fruchtkörpers mit der Anlage eines Oogoniums eingeleitet. An dieses legt sich ein Antheridium an, dessen Inhalt durch eine Öffnung in der Zellwand in das Oogon übertritt, worauf Spermakern und Eikern verschmelzen. Die befruchtete Eizelle wächst zum „Ascogon" aus, in welchem Sporenschläuche (Asci; vergl. Fig. 185) auftreten, während gleichzeitig aus der Stielzelle des Oogons Hyphen, welche eine Hülle um die Asci bilden, und gegebenen Falles Paraphysen, hervortreten. Bei anderen tritt der Inhalt des Antheridiums nicht direkt, sondern durch eine über dem Oogon liegende Zelle (Befruchtungsröhre oder Trichogynzelle) in dieses über. In einigen Fällen treten aus dem Antheridium mehrere Kerne in das Oogon über und verschmelzen mit einer entsprechenden Anzahl von Oogonkernen (Pyronema). Endlich treten bei verschiedenen Lichenen, bei Laboulbeniaceen und bei einem anderen Ascomyceten (Polystigma) ein oder mehrere mehrzellige „Carpogonfäden" auf, deren oberste Trichogynzelle frei hervorragt; an diese setzen sich die in „Spermogonien" gebildeten „Spermatien" fest, und darauf wachsen die ascusbildenden Fäden aus dem unteren Teil des Carpogonfadens aus, welcher bei den Flechten im Inneren des Thallus liegt und oft stark gekrümmt oder schraubenförmig ist; diesem Vorgang geht, wie man annimmt, ein Befruchtungsprozess voraus, dessen näherer Verlauf indessen unbekannt ist.

Es ist bemerkenswert, dass bei den Ascomyceten eine Verschmelzung zweier Kerne im ganz jungen Ascus stattfindet, welcher von einer Zelle mit zwei Kernen stammt, die ihrerseits nicht unmittelbar aus einer Teilung hervorgegangen sind. Das ist auch für diejenigen Formen nachgewiesen, bei welchen vor der Bildung des Fruchtkörpers ein Befruchtungsprozess stattgefunden hat. In neuester Zeit (Claussen) ist jedoch für Pyronema nachgewiesen, dass die im jungen Ascus verschmelzenden Kernpaare aus den im befruchteten Oogonium paarweise genäherten Kernen stammen, indem diese Kerne nicht im Oogonium verschmelzen, sondern paarweise genähert verbleiben auch während der Teilung; die Verschmelzung geht erst im jungen Ascus vor sich. Bei den Basidiomyceten tritt eine ganz ähnliche Kernfusion in der jungen Basidie ein, und bei den Uredineen spielt sich diese Kernverschmelzung in der Teleutospore ab. Aus dieser entsteht dann die Basidie, von deren vier Zellen jede nur einen Kern enthält, und das gleiche gilt für die Basidiosporen und für die Zellen der aus diesen hervorgehenden Pflanzen. Dies Verhältnis ändert sich erst bei der Anlage der Aecidien; jetzt treten plötzlich Zellen mit zwei Kernen auf, von denen der eine aus einer angrenzenden Zelle eingewandert ist. Die beiden Kerne verschmelzen indessen nicht miteinander, sondern legen sich seitlich nebeneinander und teilen sich gleichzeitig; das gleiche ist der Fall bei allen von ihnen abstammenden Zellen. Erst in der Teleutospore verschmelzen die beiden Kerne miteinander. Diese Kernüberführung kann man als einen Befruchtungsprozess betrachten, so dass die Uredineen darnach einen echten Generationswechsel von einer geschlechtlichen Generation mit einkernigen Zellen und einer ungeschlechtlichen mit zwei (gepaarten) Kernen in den Zellen besitzen.

310. Befruchtung bei Moosen und Gefässkryptogamen. Am engsten schliessen sich an die Befruchtung der Characeen und an die bei der Chlorophycee Coleochaete vorkommende Form der Befruchtung die Verhältnisse an, welche wir bei den Moosen und allen höherstehenden Sporenpflanzen finden. Hier sind noch von älterer Zeit her die Ausdrücke Antheridien (anthera, Staubbeutel bei den Phanerogamen) und Archegonien[1]) gebräuchlich. Sie sind folgendermassen gebaut.

Die Antheridien sind keulen-, ei- oder halbkugelförmige Körper, deren dünne Wände aus einer Schicht von Zellen besteht, welche eine Zentralzelle einschliessen, von welcher eine grosse Menge von Mutterzellen für Spermatozoïden gebildet wird (Fig. 455). Diese letzteren sind immer mehr oder weniger schraubenförmig gewundene Protoplasmakörper mit Cilien (zwei oder viele) am Vorderende (Fig. 454 *C*, *D*; Fig. 457, 449); sie besitzen Eigenbewegung. Die Befruchtung ist daher immer davon abhängig, dass Wasser zur Stelle ist. Wird das Antheridium reif, so springt es an der Spitze auf, und die Spermatozoïden werden in das Wasser entleert, wo sie umherschwärmen. Als Beispiel für die Ausbildung der Spermatozoïden mag Marsilia dienen; Fig. 455 zeigt ihre Entwickelung bei dieser Farngattung. *A* ist eine Zelle, welche

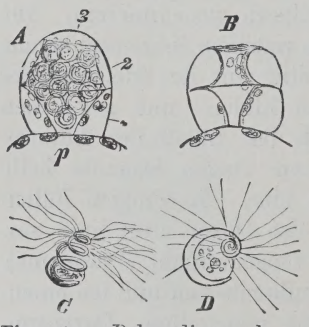


Fig. 454. *Polypodium vulgare*; *A* reifes Antheridium; *p* Vorkeim. *1* und *2* Ringzellen; *3* Deckelzelle. *B* leeres Antheridium. *C* und *D* Spermatozoïden. (Strasburger.)

[1]) ἀρχή Anfang, Beginn; γόνος Geburt, Abkömmling.

durch Teilung zwei Mutterzellen für Spermatozoïden bilden wird (siehe *B*); sie besitzt einen grossen Kern und zwei kleine Körper (Blepharoplasten[1]), welche sich mit verschiedenen Stoffen sehr intensiv färben. Jede der beiden Tochterzellen erhält nur einen Blepharoplasten *(B)*; auf den Figuren *C*, *D*, *E*, *F*, *G*, *H* sehen wir, wie sich der Blepharoplast nach und nach streckt,

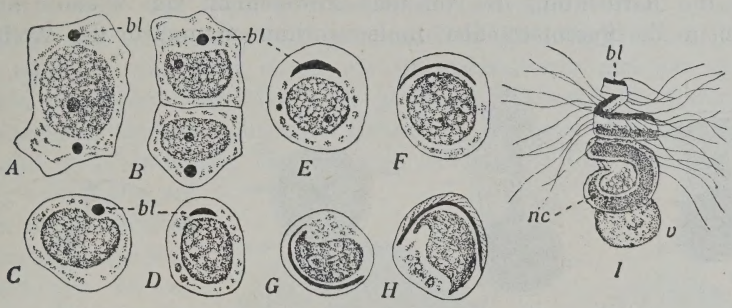


Fig. 455. Spermatozoïdenbildung bei Marsilia. (Nawaschin.)

sich schraubenförmig dreht und Cilien hervorbringt; gleichzeitig streckt und dreht sich der Kern in schraubenförmigen Windungen. Das völlig entwickelte Spermatozoid besteht dann hinten im wesentlichen aus dem Korkzieher-ähnlichen Kern (*nc* in Fig. 455 *I*), welcher von einer schwachen Cytoplasmaschicht umgeben ist, während das Vorderende in der Hauptsache aus Cytoplasma in Verbindung mit der schraubenförmig gewundenen, aus dem Blepharoplasten hervorgegangenen Cilien tragenden Wand (schwarz in Fig. *I*) besteht; am hinteren Ende hängt manchmal noch ein Bläschen mit Resten von Cytoplasma oder anderem Inhalt der Mutterzelle (*v* in *I*).

Die Archegonien sind etwa flaschenförmige Körper, welche entweder frei sitzen (Fig. 456) oder in das Gewebe, welches sie trägt, eingesenkt sein können (Fig. 457). Ihr „Hals“ ist länger und frei hervorragend (Fig. 456), oder kürzer und versenkt (Fig. 457); er besteht aus einer Schicht von Zellen und umschliesst eine Reihe von „Halskanalzellen“, oder auch nur eine einzige solche, welche manchmal mehrere Kerne enthält (Fig. 456 *K'*). Im unteren dickeren Teil, „dem Bauchteil“, der Archegonien liegt zu Anfang eine „Zentralzelle“; diese teilt sich aber kurz vor der Reife in eine untere grössere Zelle, die „Eizelle“ und eine obere kleinere, welche unter dem

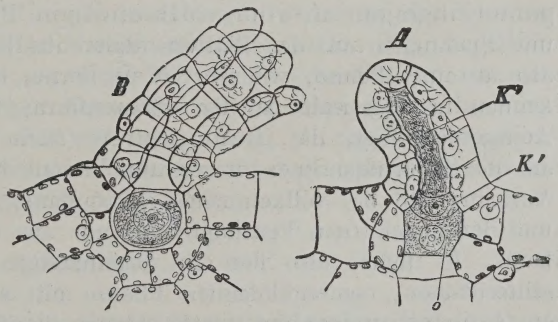


Fig. 456. *Polypodium vulgare*. *A* unreifes Archegonium; *K'* Halskanalzelle; *K''* Bauchkanalzelle; *o* Eizelle. *B* reifes und offenes Archegonium. (Strasburger.)

[1]) βλέφαρις Cilie; πλάστης ein Former, Bildner.

Halse liegt und „Bauchkanalzelle“ heisst (Fig. 456 *K''*; Fig. 457 *B*). Wenn das Archegonium reif wird, verschleimen die Bauch- und Halskanalzellen, und das Archegonium öffnet sich an seiner Spitze (Fig. 456 *B*, 457 *B*). Die Mündung des Halses und der Eingang zur Eizelle hinab ist jetzt mit Schleim erfüllt (Fig. 457 *B*), welcher auf die Spermatozoïden chemotaktisch wirkt. Die Befruchtung ist von der Anwesenheit von Wasser abhängig, in welchem die Spermatozoïden umherschwimmen und zu den Archegonien

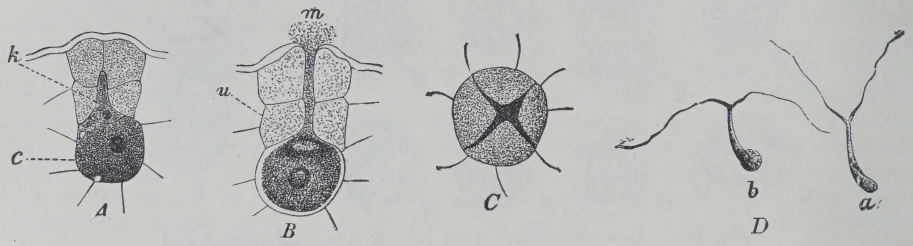


Fig. 457. *Selaginella*. *A* unreifes Archegonium im Längsschnitt; *e* Zentralzelle; *k* Halskanalzelle. *B* reifes Archegonium; der Hals ist offen, der Schleim ist hervorgequollen *(m)*; *u* Bauchkanalzelle. *C* offenes Archegonium von oben gesehen. *D* zwei Samenfäden. (Pfeffer.)

gelangen können. Ein einzelnes Spermatozoïd ist hinreichend für die Befruchtung; es dringt durch den Archegonienhals zur Eizelle vor und in diese ein, wo dann eine Verschmelzung mit den Bestandteilen der Eizelle stattfindet.

Die erste Wirkung dieser Befruchtung ist die Ausstattung der Eizelle mit einer Membran; darauf entwickelt sich durch eine Reihe von Zellteilungen in bestimmter Ordnung ein Keim, welcher bei den Moosen zu einem einzigen Sporangium (Fig. 482), bei den Gefässkryptogamen dagegen zu einer vollständigen Pflanze mit Wurzeln, Sprossen und Sporangien auf den Blättern (daher der Name „Sporophyt“) auswächst, also zu einer Pflanze, wie wir sie als Farne, Schachtelhalme und Bärlappe kennen im Gegensatz zu der Pflanzenform, welche die Antheridien und Archegonien trägt, die „Gamophyten“ (siehe S. 473). Diese letztere geht aus der keimenden Spore hervor und besteht bei den Moosen teils aus einem Vorkeim und der vollkommenen Moospflanze, bei Farnen, Schachtelhalmen und Bärlappen (den Pteridophyten) nur aus einem Thallus-ähnlichen Vorkeim. Es findet also hier ein regelmässiger Wechsel zwischen einer geschlechtslosen, sporenbildenden Pflanze mit einer geschlechtlichen Pflanze, ein Generationswechsel statt (näheres hierüber unter Generationswechsel in § 319).

Der in § 304a behandelte Unterschied zwischen Mikro- und Makrosporen äussert sich, wie bereits erwähnt, nicht bloss in der Form und besonders in der Grösse der Sporen, sondern auch, wie S. 474 angeführt, in den Eigenschaften des Gamophyten. Die Gamophyten, welche aus den Mikrosporen hervorgehen, tragen nur Antheridien, sind also männ-

lich; die von den Makrosporen stammenden tragen nur Archegonien, sind also weiblich.

Zwischen den zweigeschlechtlichen Gamophyten, welche aus den Sporen der isosporen Gefässkryptogamen hervorgehen, und den eingeschlechtlichen, welche von Mikro- und Makrosporen stammen, besteht im Ganzen der Unterschied, dass jene viel grösser und im allgemeinen Autophyten sind, welche sich selbständig von anorganischem Material ernähren können, das sie teils aus der Erde durch die Rhizoïden, teils aus der Luft mit Hilfe ihrer chlorophyllführenden Teile gewinnen, während die Gamophyten der heterosporen Gefässkryptogamen wesentlich reduziert sind; sie sind viel kleiner und unselbständiger, besitzen kein Chlorophyll und sind daher zum Teil oder vollständig auf die ihnen von der Mutterpflanze mitgegebene Nahrung angewiesen. In den männlichen Gamophyten wird der Vorkeim zu einigen wenigen Zellen und die Zahl der Antheridien auf zwei oder gar auf eines reduziert, so dass die Zahl der gebildeten Spermatozoïden ebenfalls sehr gering wird (Salvinia beispielsweise hat zwei Antheridien mit je vier Samenzellen), und sie werden bei einigen Pflanzen bereits angelegt, während die Sporen noch im Sporangium auf der Mutterpflanze sitzen. Bei den weiblichen Gamophyten besteht der vegetative Teil des Vorkeimes selbst nur aus einem verhältnismässig schwachen Parenchym mit Speichernahrung und die Zahl der Archegonien beläuft sich auf ganz wenige bis zu einem einzigen herab (Fig. 458 *A*). Ferner werden Vorkeim und Archegonien bereits in der reifen Makrospore angelegt (Fig. 458 *B*).

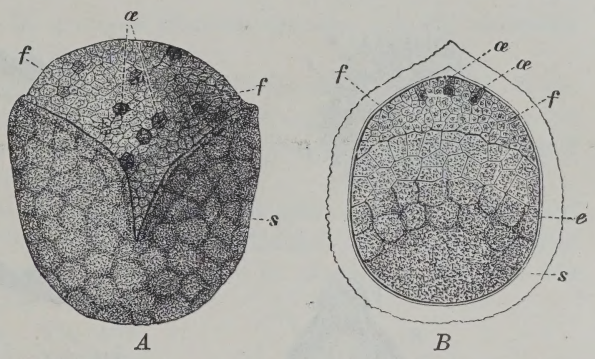


Fig. 458. *Selaginella*. *A* eine keimende Makrospore; der Vorkeim *(f)* ist nur wenig aus der Spore *(s)* hervorgetreten und trägt nur wenig Archegonien *(æ)*. *B* die Makrospore vor der Keimung: der Vorkeim ist bereits teilweise gebildet. (Pfeffer.)

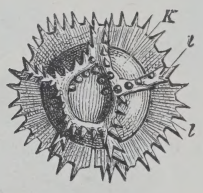
Kap. 46. Fortpflanzung durch Geschlechtszellen bei den Phanerogamen.

311. Befruchtung bei den Phanerogamen[1] (Spermatophyten)[2]. Die Phanerogamen sind heterospore Pflanzen; wir finden bei ihnen Mikro-

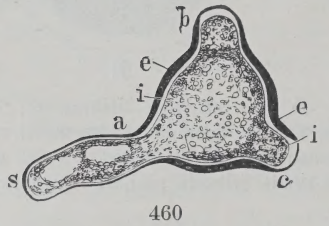
[1]) φανερός sichtbar; γάμος Hochzeit, Befruchtung.
[2]) σπέρμα Samen; φυτόν Pflanze.

sporen und Makrosporen wieder, aber unter anderen Bezeichnungen, welche ihnen zugeteilt wurden, bevor man sich über die Homologien klar war; die Mikrosporen entsprechen den „Pollenkörnern“ und die Makrosporen dem „Embryosack“. Die Befruchtung ist nicht mehr an die Gegenwart von Wasser gebunden; die Mikrospore muss in die Nähe der Makrospore gebracht werden und bildet hier einen Pollenschlauch, welcher zur gekeimten Makrospore herabwächst, worüber weiteres in § 314 und 315.

312. Pollen, Pollensack und Staubblatt bei den Phanerogamen. Die Pollenkörner gleichen den Sporen schon für das blosse Auge darin, dass sie ein in der Regel gelbes, weisses oder violettes Pulver bilden. Sie sind kugelrunde oder ellipsoïdische Zellen von $^1/_{100}$—$^1/_{50}$ m Grösse (Fig. 459, 460),



459



460

461

Fig. 459. Pollenkorn von *Cichorium Intybus*. *l* Netz von leistenförmigen gezackten Fortsätzen. (Sachs.) — Fig. 460. Keimendes Pollenkorn von *Epilobium*. *e* Aussenschicht; *i* Innenschicht; *a*, *b* und *c* die Keimporen; es hat sich nur ein Pollenschlauch *(s)* entwickelt, welcher durch die Keimpore *a* austritt. — Fig. 461. Querschnitt durch die Wandung eines Pollenkorns von *Cucurbita*; in der warzigen Aussenschicht (schwarz) sind Stücke deckelartig ausgeschnitten, welche bei der Bildung des Pollenschlauches abgehoben und vorgeschoben werden *(B)*. Die (weisse) Innenschicht ist unterhalb dieser deckelartigen Teile der Aussenschicht stark verdickt und geschichtet; bei *B* tritt die Innenschicht bei der beginnenden Bildung des Pollenschlauches nach aussen vor. (Sachs.)

deren Membran, ebenso wie die der Sporen, aus zwei Schichten besteht: einer äusseren Schicht, der Exine, welche kutinisiert ist und als Schutz dient, und einer inneren Schicht, der Intine, welche an bestimmten Stellen dünner als an anderen oder sogar ganz durchbohrt ist; durch diese Keimporen wächst später die Intine zum Pollenschlauch aus (Fig. 460, 461). Die Intine besteht im wesentlichen aus Pectinstoffen; sie ist im ganzen dünn, nur ist in vielen Fällen vor den Keimporen der Exine eine dickere Masse für die Bildung des Pollenschlauchs abgelagert, so z. B. beim Kürbis (Fig. 461).

Die Homologie der Pollenkörner mit Sporen wird durch ihre ganz übereinstimmende Entwicklungsgeschichte bestätigt. Sie entstehen

nämlich ebenfalls in Gruppen zu je vieren (Tetraden; Fig. 462) in Mutterzellen, welche sich in den Antheren entwickeln, und je nach ihrer Lagerung in den Mutterzellen werden sie, ebenso wie die Sporen (S. 472), entweder kugel-

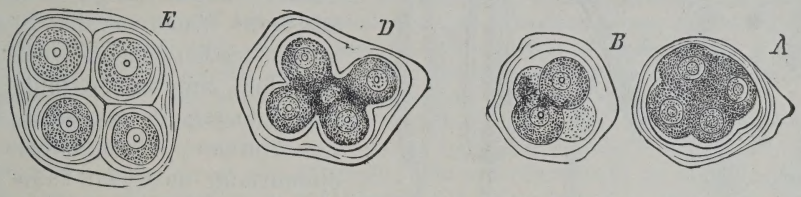


Fig. 462. Eine Pollenmutterzelle bei der Malve in der Pollenbildung. (Sachs.)

tetraëdrisch oder bilateral. In gewissen Pflanzen trennen sich die einzelnen Zellen der Tetraden nicht voneinander.

Die Pollenkörner entstehen in den Pollensäcken; dass diese letzteren mit Sporangien homolog sind, geht aus einer vergleichenden Betrachtung der Körper, an welchen sie sitzen, den „Staubblättern", und aus ihrer Entwicklungsgeschichte hervor.

Die in ihrer Organisation am tiefsten stehenden Samenpflanzen sind die Cycadeen. Ihre Staubblätter erinnern auffallend an die Sporophylle der Farne; auch hier sitzen viele Pollensäcke in Gruppen zu zwei bis fünf an der Rückseite der flachen und breiten Staubblätter (Fig. 463), ganz wie die Sporangien in den Fruchthaufen (Sori) der Farne auf ihren Sporophyllen. Bei den höheren Samenpflanzen beträgt die Zahl der Pollensäcke beinahe immer nur vier, seltener zwei oder mehr (bei den Nadelhölzern), und die Gestalt des Staubblattes oder „Staubgefässes" wird bei den Angiospermen sehr eigenartig und bestimmt. Die allermeisten Staubgefässe bei diesen Samenpflanzen bestehen aus einem fadenförmigen unteren Teile, dem Staubfaden, und einem meist länglichen oberen Teil, der Anthere, in welchem vier Längsräume, d. h. vier Pollensäcke (Mikrosporangien) sich befinden. Diese öffnen sich in den allermeisten Fällen mit zwei Längsspalten. Ursprünglich sind die Pollensäcke voneinander getrennt und die Anthere ist vierkammerig (Fig. 464 *A*, *1*), später aber wird die Wand zwischen je zwei Kammern aufgelöst und die vierkammerige Anthere wird zweikammerig (Fig. 464 *A*, *2*).

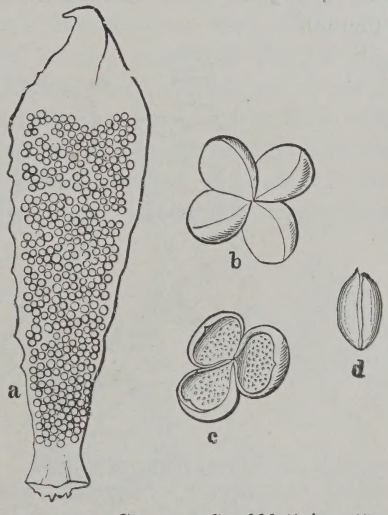


Fig. 463. *Cycas*. *a* Staubblatt in natürlicher Grösse, von der Unterseite gesehen; *b* vier Pollensäcke, ungeöffnet (in einem „Sorus"); *c* drei geöffnete Pollensäcke; *d* ein Pollenkorn. (Oersted.)

Die mit vier Pollensäcken ausgestattete Anthere nennt man daher meist dithecisch (zweikammerig), die selten vorkommenden mit nur zwei Pollensäcken ausgestattete Anthere monothecisch (einkammerig). Endlich reisst die Wand vor den Stellen, wo die beiden Scheidewände sich befanden, auf, und es bildet sich eine Längsspalte an jeder Seite der Anthere, durch welche der Blütenstaub austreten kann (Fig. 464 *A*, *3*; *B*, *C*). Der Staubfaden ist meist am unteren Ende der Anthere befestigt (Fig. 464 *C*), seltener an ihrem Rücken *(B)*, ungefähr wie der Stiel des schildförmigen Blattes an der Spreite inseriert ist. Abweichungen und das Aufspringen usw. werden in § 325 besprochen.

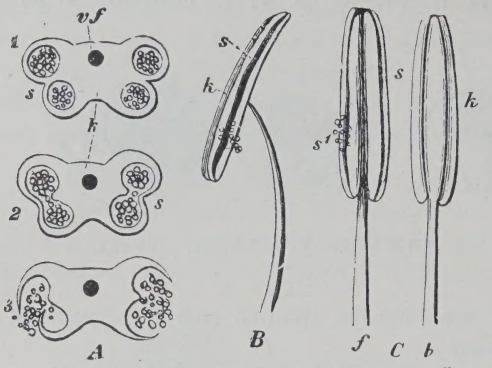


Fig. 464. *A* Querschnitte durch Antheren; *s* Öffnungssaum; *vf* Gefässbündel; *k* Connectiv. *B* ein Staubgefäss, dessen Faden in der Mitte des Antherenrückens befestigt ist, von der Seite gesehen; der Öffnungssaum *(s)* hat sich geöffnet. *C* ein Staubgefäss mit grundständigem Faden, von vorne *(f)* und von hinten *(b)* gesehen. (E. Warming.)

Die Entwicklung der Pollensäcke stimmt völlig mit der (S. 473) für die Mikrosporangien der Gefässkryptogamen geschilderten überein.

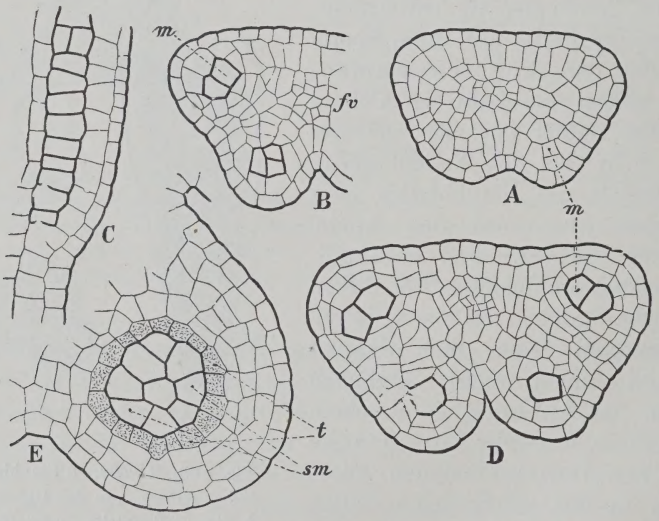


Fig. 465. Entwicklung der Antheren. *A* junge Anthere von *Doronicum macrophyllum* im Querschnitt. Die Bildung der vier Pollensäcke beginnt. *B* ein älteres Stadium; *fv* Gefässbündel. *C* der entsprechende Längsschnitt. *D* Querschnitt durch eine ältere Anthere. *E* Querschnitt durch einen älteren Pollensack von *Menyanthes trifoliata;* in der Mitte die Pollenmutterzellen *(sm);* um sie herum die Tapetenschicht *(t)*; die Wandung ist noch weit von der vollen Ausbildung entfernt (s. Text). (E. Warming.)

Das ganz junge, halbkugelförmige Staubblatt (Fig. 49) besteht aus Teilungsgewebe. In der ersten unter der Oberhaut liegenden Zellschicht beginnen die Zellen in vier Längslinien einen Teilungsprozess, vorwiegend durch Bildung perikliner Wände (Fig. 465 *A*, z. B. bei *m*). Die erste perikline Wand trennt die Urmutterzellen der Pollenkörner (das Archesporium, in den Figuren mit dunkleren Zellwänden gezeichnet, siehe *B, C, D)*, von der Antherenwandung. Im Archespor setzen sich die Teilungen unregelmässiger fort (Fig. 465 *E*), und es entsteht eine oft sehr grosse Menge von Pollenmutterzellen, welche endlich durch Tetradenteilung die Pollenkörner hervorbringen (Fig. 462). In den Wandzellen entstehen besonders perikline, ab und zu auch antikline Wände, so dass eine Anzahl von Zellschichten zustande kommt, von welchen die äusserste (oder die äussersten) unter der Epidermis liegende Schicht zur „fibrösen" Schicht ausgebildet (vergl. Fig. 497) und deren innerste Schicht zu eigentümlichen, in ihrer Gestalt eher kubischen, inhaltsreichen Zellen wird, an welche sich ähnliche Zellen innerhalb der sporenbildenden anschliessen, so dass diese, ebenso wie bei den Kryptogamen rundum von einer gleichartigen Schicht, der Tapetenschicht, umgeben sind (Fig. 465 *E, t*); diese Schicht wird ebenso wie andere Zellen, welche zwischen ihr und den fibrösen Zellen liegen, bald aufgelöst und dient vermutlich den Pollenkörnern zur Nahrung (vergl. Fig. 436 mit 465 *E*). Die Pollenkörner liegen schliesslich lose in dem von den fibrösen Zellen begrenzten Raum.

Alle in einem Pollensack angelegten Pollenmutterzellen entwickeln sich auch normal weiter, und alle von diesen angelegten Tetraden entwickeln sich gleichfalls normal zu reifen Pollenkörnern. Hier liegt also eine genaue Übereinstimmung mit der Entwicklung der Mikrosporangien vor (siehe S. 474); die Pollenkörner sind in jeder Hinsicht echte Mikrosporen.

313. Embryosack, Eier und Fruchtblätter bei den Phanerogamen. Die Samen dieser Pflanzen entstehen durch Befruchtung des „Eies" (der „Samenanlage"), welche in der Regel sehr kleine, weissliche Körper darstellen. Die Eier sitzen auf Blättern, „Fruchtblättern". Wenn sie in vielen Fällen scheinbar unmittelbar auf den Stengeln sitzen, so ist dafür doch wohl immer eine Erklärung zu finden. Meist sitzen sie an der Vorderseite des Fruchtblattrandes, selten innen auf der Fläche (Butomus, Nymphaea, Gentiana u. a.). Das Ei hat folgende Bestandteile: den Eikern, die Integumente und den Funiculus (Nabelstrang).

1. Der Eikern (Nucellus) ist ein eiförmiger Körper (Fig. 466 *k*, schraffiert), welcher eine grosse Zelle, den Embryosack *(s)* enthält und 2. von einem oder zwei sackförmigen Häuten, den Integumenten (einem äusseren und einem inneren Integument), derart eingeschlossen wird, dass nur gerade vor seiner Spitze eine kleine Öffnung, die Mikropyle, bleibt (*m* in Fig. 466). Der Eikern sitzt meist mit 3. einem kurzen Stiel, dem Nabelstrang (Funiculus) an der Placenta fest; durch den Funiculus geht ein Gefässbündel (Fig. 477 *A*), durch welches dem Ei und dem heranwachsenden Samen die gesamte Nahrung

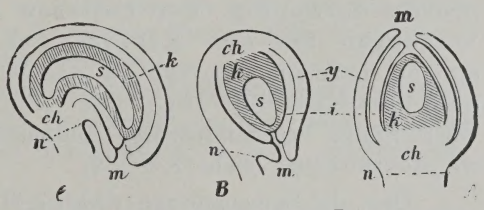


Fig. 466. Bei *A* ein orthotropes, *B* ein anatropes, *C* ein kampylotropes Ei. *k* der Kern; *s* Embryosack; *ch* Chalaza; *y* und *i* das äussere und innere Integument; die punktierte Linie *n* bezeichnet die Stelle, wo der Nabel sich bilden wird, wenn sich der Samen vom Samenstrang ablöst. (Warming).

zugeführt wird. Der Teil des Eies, von welchem die Integumente und der Kern ausgehen, heisst die Chalaza, in welcher in der Regel das Gefässbündel endigt. Die Anheftungsstelle des Funiculus an das Ei, an welcher später die Loslösung des reifen Samens stattfindet, heisst der Nabel (hilum).

Verschiedene Eiformen. Liegt der Eikern in gerader Verlängerung des Funiculus und die Mikropyle dem Nabel gerade entgegengesetzt, so ist das Ei orthotrop (Fig. 466 *A*), z. B. Polygonaceae (Fig. 477 *A*), die meisten Gymnospermen. Liegen Nabel und Mikropyle nebeneinander und die Chalaza am entgegengesetzten Ende, während Kern und Integumente gerade (nicht gekrümmt) sind, so spricht man von einem anatropen Ei (Fig. 466 *B*); die Seite des äusseren Integuments (oder des etwa vorhandenen einzigen Integuments), welche an den Funiculus anliegt, ist dann schwach oder gar nicht entwickelt. Diese Form von Eiern ist die gewöhnlichste. Seltener ist das kampylotrope Ei, dessen Kern und Integumente gekrümmt sind, so dass Mikropyle, Chalaza und Nabel nahe bei einander zu liegen kommen (Fig. 466 *C*); diese Form findet sich z. B. bei Cruciferen, Solanaceen.

Jedes Ei, im besonderen der Eikern, ist einem Makrosporangium homolog, dagegen ist die Homologie der Integumente unsicher. In der Gestalt ähneln die Integumente den becherförmigen Hüllen, welche wir von manchen Farnen (Cyatheaceen, Hymenophyllaceen, Salvinia u. a.) kennen, und wenn sie wirklich mit diesen homolog sind, so muss der Sorus, der von der Hülle eingeschlossen wird, bei den Phanerogamen zu einem einzigen Sporangium (einem „monangischen Sorus") reduziert sein, während der Funiculus dem Receptaculum entspräche, welches wir unter gewissen Soris finden. Vielleicht sind aber auch die Integumente reine Neubildungen in phylogenetischem Sinne.

Dieses Makrosporangium der Phanerogamen weicht indessen von dem der Sporenpflanzen insofern ab, als es sich nie öffnet; es bringt nur eine einzige Makrospore (den Embryosack, siehe Fig. 466) hervor, welche also immer darin eingeschlossen bleibt, und da die Sporangien selbst auch auf der Mutterpflanze sitzen bleiben, so wird ein Befruchtungsprozess notwendig, der indessen weit von den entsprechenden Vorgängen bei den Kryptogamen verschieden ist: die Mikrosporen müssen nämlich in die Nähe des Eies gebracht werden und dort unter Bildung von „Pollenschläuchen" keimen. Diese Überführung von Mikrosporen (Blütenstaub) in die Nähe des Eies nennen wir Bestäubung (siehe Kap. 52).

Dass die Samenanlagen wirklich Makrosporangien sind, geht aus einer vergleichenden Betrachtung ihrer Entwicklungsgeschichte und aus der Art und Weise hervor, wie der Embryosack sich später, namentlich bei den Gymnospermen, entwickelt. Das Ei entwickelt sich ganz wie die Sporangien bei den Gefässkryptogamen (Eusporangiaten), und seine Entwicklung geht ebenfalls der des Pollensackes parallel (vergl. Fig. 467 mit 465).

Das Ei erscheint auf der Placenta zuerst als eine kleine Warze, welche durch Teilung der unmittelbar unter der Epidermis oder ein wenig tiefer liegenden Zellen entsteht (Fig. 467 *A*). Später finden indessen Teilungen in den zunächst unter der Epidermis liegenden Zellen statt, welche völlig mit denjenigen übereinstimmen, mit

welchen der Pollensack angelegt wird; die Zellwände sind vorzugsweise periklin, so dass radiale Zellreihen entstehen (vergl. Fig. 467 *B* und *C* mit Fig. 465 *A* und *B*). Während aber viele der zu innerst in Reihen liegenden Zellen im Pollensack zu Pollenmutterzellen werden, so entwickelt sich im Ei der Phanerogamen selten mehr als eine einzige Urmutterzelle (Archesporzelle), welche in den Figuren durch dunklere Wände hervorgehoben ist. Diese Zelle teilt sich meist in drei bis vier (eine Tetradenteilung), von welchen indessen nur eine einzige, fast immer die unterste, auswächst und die anderen verdrängt, ganz ebenso wie die eine Makrospore der Wasserfarne alle anderen im Sporangium angelegten Sporen verdrängt. Die eine begünstigte Zelle im Ei, der Embryosack, ist in Wirklichkeit eine Makrospore, welche nie aus ihrem Sporangium herauskommt. In einigen Fällen wird eine subepidermale Zelle ohne Teilungen zum Embryosack; im allgemeinen aber werden ganz wie in den Pollensäcken nach aussen Wandzellen abgegeben (Fig. 467 *E, D*).

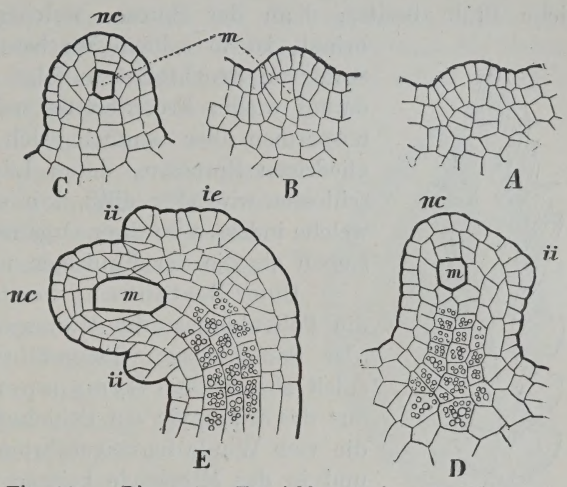


Fig. 467. Die ersten Entwicklungsstufen des Eies von *Ribes rubrum* (Johannisbeerstrauch). Sie sind nach ihrem Alter bezeichnet; *A* ist die jüngste, *E* die älteste. *m* Archespor. (E. Warming.)

Die Teilung der Embryosackmutterzelle in zumeist drei bis vier Tochterzellen hat man als homolog mit einer Tetradenteilung angesprochen; neuere Untersuchungen bekräftigen diese Annahme, indem die Chromosomenzahl in ihren Kernen ebenso wie in den Kernen des Embryosackes und wie in den anderen durch Tetradenteilungen gebildeten Zellen vermindert ist.

In einer Reihe von Fällen wird das Archespor von mehreren bis vielen Zellen gebildet (u. a. bei einigen Rosaceen), und wir haben Beispiele dafür, dass viele Zellen weiter zu Embryosäcken entwickelt werden (z. B. Casuarina, Gnetum, einige Amentaceen); schliesslich wird aber doch nur eine einzige befruchtet.

Die Fruchtblätter. Wir können folgende Entwicklungsstufen unterscheiden. Am tiefsten stehen die Gymnospermen[1]), deren Fruchtblätter offen und flach sind und deren Samenanlagen frei, „nackt“ am Rande dieser Blätter sitzen.

Die einfachsten Formen finden wir bei dem Genus Cycas, wo sie insofern an Laubblätter erinnern, als sie in ihrem oberen Teile gefiedert oder zerschnitten sind; am Rande der mittleren Partie sitzen die Eier in einer Zahl von vier bis sechs ganz wie die Sporangien bei einem Ophioglossum (Fig. 468). Bei anderen Cycadeen haben die Fruchtblätter eine andere, meist schildförmige Gestalt, welche an die Sporophylle bei Equisetum erinnern und nur zwei Eier tragen. Bei den Nadelhölzern sitzen die Eier sehr

[1]) γυμνός nackt; σπέρμα Samen.

oft an der inneren Seite der Fruchtblätter ungefähr wie die Sporangien der Lycopodineen (Fig. 469, 470), bei Taxus dagegen einzeln am Ende kurzer Zweige.

Das Genus Cycas steht auch darin am tiefsten, daß es keine weibliche Blüte besitzt; denn der Spross, welcher die Fruchtblätter hervorbringt, ist in seinem Wachstum unbegrenzt. Nach einer Serie von Fruchtblättern folgt eine Serie von Laubblättern, darauf wieder Fruchtblätter usf. Bei allen anderen Gymnospermen aber sammeln sich die Fruchtblätter auf kurzgliedrigen Sprossen, deren Längenwachstum damit abgeschlossen wird (Fig. 469), d. h. sie sammeln sich zu Blüten, welche indessen in ihrer Organisation nicht wesentlich höher stehen als die der Equiseten und Lycopodineen.

Fig. 468. Fruchtblatt von *Cycas revoluta*. (Oersted.)

Unter Bestäubung verstehen wir den Vorgang, dass die Pollenkörner (die Mikrosporen) zum Makrosporangium (der Samenanlage) übergeführt werden. Dieser Vorgang spielt sich bei den Gymnospermen in der Weise ab, dass aus der Mikropyle ein Schleimtropfen austritt, in welchem die vom Winde herbeigeführten Pollenkörner haften bleiben und in der Mikropyle keimen (Fig. 470, 471).

Eine Stufe höher stehen die Angiospermen[1]), bei denen sich die Fruchtblätter um die Eier zusammenschliessen und so besondere „Staubwege" bilden, in deren unterem, hohlen Teil, der Fruchtknotenhöhle, die Eier eingeschlossen sind; der Fruchtknoten trägt ferner auf seiner Oberfläche, fast immer an seiner Spitze, eine Narbe, welche die Pollenkörner auffängt und auf der sie zur Keimung kommen. Die Narbe ist häufig auf einer stiel- oder fadenförmigen Verlängerung, dem Griffel, angebracht.

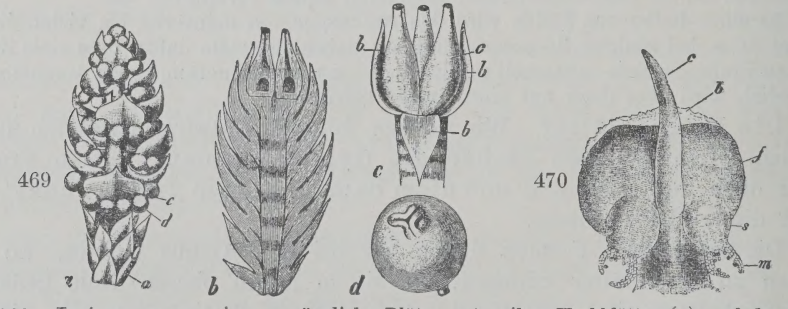


Fig. 469. *Juniperus communis*. *a* männliche Blüte; unten ihre Hochblätter *(a)*; auf der Unterseite der Staubblätter *(c)* erscheinen kugelförmige Pollensäcke *(d)*. *b* Zweig mit weiblicher Blüte im Längsschnitt; oben zwei Samenanlagen. *c* Weibliche Blüte, von den Fruchtblättern *(b)* ist eines herabgebogen; *c* die Samenanlagen, welche in den Achseln der Blätter sitzen. *d* Beere. (Berg und Schmidt.) — Fig. 470. An der Oberseite einer jungen Zapfenschuppe *(f)* der Tanne erscheinen zwei Samenanlagen bei *s*, mit Pollenkörnern in der Mikropyle *(m)*; *c* die Spitze der Zapfenschuppe; hinter ihr kommt die Deckschuppe *(b)* zum Vorschein. (Strasburger.)

[1]) ἄγγειον Behälter; σπέρμα Samen.

314. Die Keimung der Sporen (der Pollenkörner und Embryosäcke) bei den Gymnospermen. Wir haben oben gesehen (S. 491), dass die Gamophyten, welche aus Mikro- und Makrosporangien hervorgehen, bei den heterosporen Gefässkryptogamen sowohl was die vegetativen Zellen des Vorkeims als auch die Zahl der Antheridien, die Ausrüstung und die Menge der Spermatozoïden betrifft, äusserst reduziert sind. Ebenso sahen wir, dass der Vorkeim bei einigen Gefässkryptogamen bereits in den Sporen (sowohl in Mikro- wie in Makrosporen) angelegt wird, noch bevor diese zur Reife gelangt sind und das Sporangium verlassen haben. Diese Reduktion wird schon bei den Gymnospermen und noch mehr bei den Angiospermen (§ 315) weitergeführt.

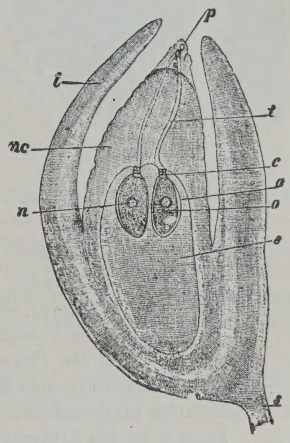


Fig. 471. Längsschnitt durch eine Samenanlage der Rottanne (Fichte). *e* Sameneiweiss; *a* Bauchteil des Archegons; *c* Hals des Archegons; *n* Kern der Eizelle; *p* Pollenkorn an der Spitze des Nucellus *(nc)*; *t* Pollenschlauch; *i* Integument; *s* Samenflügel. (Strasburger.)

Keimung der Makrospore (des Embryosacks). Durch Teilung des ursprünglichen Zellkernes und fortgesetzte Zellteilung füllt sich der Embryosack zuletzt, vor der Befruchtung, mit einem an Speicherstoffen reichen Gewebe, dem Sameneiweiss (Fig. 471 *e*), in dessen oberem, zur Mikropyle gewandten Teil sich typische Archegonien bilden (Fig. 471 *a*, *c*), welche im Sameneiweiss eingesenkt sind und deren Hals oft stark reduziert ist (z. B. zweizellig bei Cycadeen, Ginkgo, Sequoia). Daraus geht hervor, dass das „Sameneiweiss" mit einem in seiner Makrospore eingeschlossenen Vorkeim homolog ist (vergl. Fig. 458, S. 491). Diese Bildung von Sameneiweiss ist also homolog mit der Keimung der Makrospore, während sie noch im Sporangium *(nc)* auf der Mutterpflanze sitzt.

Keimung der Mikrosporen (Pollenkörner). In diesen entstehen immer vor der Reife mehrere (meist drei) Zellen; sie repräsentieren den stark reduzierten Vorkeim, wenn auch ihre Deutung nicht ganz sicher ist. Die eine, linsenförmige, sehr kleine Zelle, welche in Fig. 472 *A*, *a* erscheint, repräsentiert vermutlich den vegetativen Teil des Vorkeims; andere Gymnospermen haben zwei mehr oder weniger ephemere Vorkeimzellen. Die beiden anderen Zellen stellen ein Antheridium dar, wobei die innere der beiden einer Sexualzelle entspricht (die „generative" Zelle *b*, oder Antheridienzelle), während die andere einer Wandzelle im Antheridium entspricht („Pollenschlauchzelle", häufig als „vegetative" Zelle bezeichnet). Die Bildung dieser Zellen tritt schon vor der Keimung des Pollenkornes ein; bei dieser Keimung entwickelt sich der Pollenschlauch. Der Pollenschlauchkern *(vn)* wandert in das Ende des Pollenschlauchs und geht schliesslich zugrunde; die generative Zelle bildet durch einen Teilungsprozess, welcher ganz dem früher für Marsilia beschriebenen entspricht, zwei Sper-

matozoïden. — Die generative Zelle besitzt, wie wir in Figur 472 *B* sehen, zwei Blepharoplasten und bringt durch Teilung zwei Spermatozoïdenmutterzellen hervor Die beiden Blepharoplasten entwickeln sich ganz wie bei den Farnen zu dem Cilien tragenden Band im Vorderende des Spermatozoïds, während der Kern im wesentlichen das Hinterende bildet; das Ganze führt eine geringe Menge Cytoplasma.

Die generative Zelle teilt sich im übrigen vor der Spermatozoïdenbildung durch Abtrennung einer „Stielzelle", *m* in Fig. 472 *B*, deren Funktion unbekannt ist.

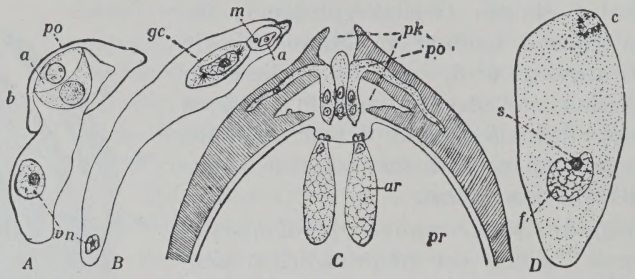


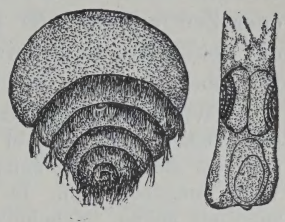
Fig. 472. *A*, *Ginkgo biloba*, keimendes Pollenkorn in der Pollenkammer; *po* Wand des Pollenkorns, *vn* Pollenschlauchkern; *a* Vorkeimzelle; *b* die generative Zelle. — *B*, *C*, *D* *Zamia inegrifolia*. *B* keimendes Pollenkorn; *m* „Stielzelle", *gc* generative Zelle. *C* der obere Teil des Nucellus mit der Pollenkammer *(pk)*, in welcher drei Pollenkörner gekeimt und Pollenschläuche *(po)* gebildet haben, welche in den Nucellus herabwachsen; die hinteren Enden der Pollenschläuche sind in die Pollenkammer zu den Archegonien *(ar)* herabgekrümmt, welche im Sameneiweiss *(pr)* liegen. In diesen hinteren Pollenschlauchenden liegen zwei Zellen, von denen die innere (in der Figur die obere) zwei Spermatozoïden bildet (s. Fig. 473). *D* befruchtetes Archegonium; der Samenkern *(s)* ist im Begriff, in den Eikern *f* einzudringen; oben bei *c* liegen die abgeworfenen Cilien usw. (nach Webber).

314a. Die Befruchtung. Die Pollenkörner werden, wie auf S. 498 erwähnt, durch den Wind auf den Schleimtropfen an der Mikropyle geführt (Fig. 470 bei *m*). Bei vielen Gymnospermen finden wir eine grosse Pollenkammer, d. h. einen Hohlraum, der sich an der Spitze des Nucellus gerade unter der Mikropyle bildet (Fig. 472 *pk*). Hier sammeln sich die Pollenkörner und keimen. So viel wir wissen, verhalten sich die Cycadeen und Ginkgo etwas anders als die Nadelhölzer.

Die Cycadeen. Fig. 472 *C* zeigt, dass die Pollenschläuche des Cycadeengenus Zamia in die Samenanlage selbst hineinwachsen, während das entgegengesetzte Ende, wo die generative Zelle liegt, sich in die mit Flüssigkeit erfüllte Pollenkammer hineinkrümmt; darauf öffnet sich dieses Ende und die beiden, von der generativen Zelle gebildeten Spermatozoïden treten aus. Bei Zamia, Cycas und Ginkgo besitzen diese letzteren Eigenbewegung; sie sind ungefähr eiförmig und mit einem in mehreren Windungen schraubenförmig verlaufenden, Cilien tragenden Band versehen, ganz wie bei den Farnen (Fig. 473).

Die Spermatozoïden sind in ihrer Bewegung sehr rasch, und nachdem sie die Pollenkammer durchschwärmt haben, bohren sie sich zwischen die Halszellen der Archegonien ein, dringen zur Eizelle vor und befruchten diese ganz wie bei den archegoniaten Sporenpflanzen, wie wir aus den Arbeiten der japanischen Forscher Ikeno und Hirasé und des amerikanischen Forschers Webber wissen.

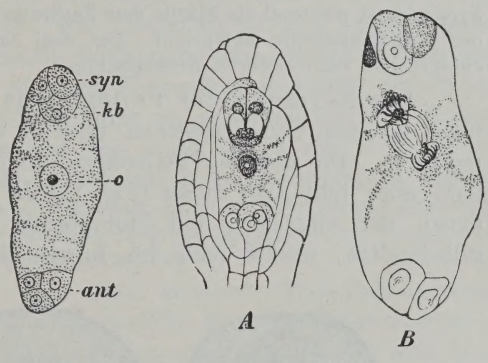
Die Coniferen. Bei den Coniferen werden die Pollenkörner ebenfalls von den aus der Mikropyle hervortretenden Tropfen aufgefangen und keimen auf dem Scheitel des Eikerns; im Gegensatz zu den bisher untersuchten Cycadeen und Ginkgo wächst hier gerade das vordere Ende des Pollenschlauchs durch den Eikern (Nucellus) zu den Archegonien herab (Fig. 471), und die meisten Kerne oder Zellen in seinem Innern wandern ebenfalls mit. Auch hier ist es eine generative Zelle, welche im allgemeinen zwei Spermatozoïden (bei Cupressus Goweriana viele) bildet, von welchen weder Eigenbeweglichkeit noch überhaupt Cilien bekannt sind; Eigenbeweglichkeit scheint hier auch überflüssig zu sein, da der Pollenschlauch unmittelbar bis zur Eizelle selbst vordringt. Nachdem der Pollenschlauch sich geöffnet hat, treten die Spermakerne in das Archegon über und eines wandert in die Eizelle ein, mit welcher es verschmilzt. Damit ist auch die Befruchtung vollführt. Die Eizelle umgibt sich mit einer Membran und beginnt eine Zellteilung, welche durch einen ziemlich komplizierten Prozess zur Bildung eines im Sameneiweiss liegenden Keimes führt.



A *B*

Fig. 473. *A* Spermatozoïden von *Zamia* ($^{90}/_{1}$). *B* Der Pollenschlauch vor der Befruchtung; die beiden Spermatozoïden und die Stielzelle sind deutlich zu erkennen ($^{50}/_{1}$). (Webber.)

315. Keimung der Sporen (der Pollenkörner und der Embryosäcke) **bei den Angiospermen.** Die Keimung der Makrospore (des Embryosacks) geht in folgender Weise vor sich: Der Kern des Embryosacks teilt sich in zwei, welche je nach entgegengesetzten Enden des Embryosacks hinwandern; jeder der beiden Kerne teilt sich wiederum, und durch fortgesetzte Teilungen entstehen im ganzen acht Kerne, eine Gruppe von vieren im oberen (der Mikropyle zugewandten) Ende, eine andere gleiche Gruppe im entgegengesetzten Ende. Drei der Kerne im oberen Ende umgeben sich mit Protoplasma und bilden drei (nackte) Zellen; zwei heissen die Synergiden[1]) (*syn*, Fig. 474, 475), die dritte ist die Eizelle. Die drei



474 475

Fig. 474. Embryosack von *Carex praecox*. *c* der Zentralkern; *syn* Synergiden; *kb* Eizelle; *ant* Antipoden. (Fischer.) — Fig. 475. *Myosurus minimus*. *A* Embryosack vor der Befruchtung; oben die Eizelle und die Synergiden, unten die Antipoden, in der Mitte der Zentralkern. *B* Der Embryosack nach der Befruchtung; die Synergiden gehen zugrunde, die Eizelle entwickelt sich zum Embryo, und der Zentralkern ist in Teilung begriffen; s. Fig. 186. (Strasburger.)

[1]) συνεργός Mitarbeiter (σύν mit, ἔργον Arbeit), weil sie wahrscheinlich das Vordringen des Pollenschlauches zur Eizelle und für die Spermakerne den Eintritt in die Embryosackhöhle erleichtern.

Zellkerne im unteren Ende bilden in ähnlicher Weise drei andere nackte Zellen, die Antipoden. Die beiden übrig bleibenden Kerne, die Polkerne, verschmelzen gewöhnlich früher oder später miteinander zu einem einzigen Kern in der Mitte des Embryosacks, dem Sameneiweisskern oder Zentralkern, oder primären Embryosackkern, dem Kern, aus welchem das sekundäre Sameneiweiss hervorgeht. (Hierüber weiteres im folgenden.) Der obere Polkern ist ein Schwesterkern des Eizellenkerns.

Wir kennen verschiedene Abweichungen von diesem typischen Schema; namentlich können mehr als drei bis zu einer grösseren Anzahl von Antipoden durch Teilung nach der Befruchtung entstehen. Die Antipoden können in vielen Fällen mit einer Wand umgeben sein. In anderen Fällen wieder können sie fehlen oder frühzeitig zugrunde gehen. Manchmal spielen sie, wie es scheint, eine Rolle bei der Ernährung des Embryosacks und des Embryos, in anderen Fällen sind sie wohl ohne Bedeutung.

Die Homologien der in der Makrospore entstehenden Zellen sind noch recht unklar, da die Reduktion des Gamophyten so weit gegangen ist. Die Abweichungen von den Gymnospermen bestehen also teils in der Reduktion der Zellenzahl des Gamophyten, teils und ganz besonders darin, dass die Zellen lose, nicht zu einem Gewebe zusammengeschlossen sind und dass der typische Archegonienbau fortgefallen ist. Der Sameneiweisskern und sein späteres Schicksal ist ohne Homologie bei den Gymnospermen.

Nach der neuesten und vielleicht richtigen Auffassung (Porsch, 1907) ist das Prothallium der Gymnospermen völlig verschwunden, und die Archegonien sind auf zwei reduziert, einander polar gegenüber gestellt; das obere hat zwei Halszellen (die Synergiden), während die Eizelle dem Zentralkerne eines Archegoniums und der Polkern der Bauchkanalzelle entspricht. Die drei Antipodenzellen und der untere Polkern entsprechen dem anderen Archegonium.

Die Keimung des Pollenkorns. Die Vorkeimbildung, welche wir noch bei den Gymnospermen finden, wird bei den Angiospermen weiter reduziert. Im unreifen Pollenkorn findet sich nur ein Kern (Fig. 476 *A*); bald aber teilt sich dieser (Fig. 476 *B*) und es entstehen zwei Kerne, von denen der eine sich mit Protoplasma und Hautschicht umgibt und eine selbständige, nackte Zelle im Innern des Pollenkorns bildet (Fig. 476 *C*).

A *B* *C*

Fig. 476. *Lilium Martagon.* *A* unreifes Pollenkorn; *B* der Kern ist in Teilung begriffen *C* das Pollenkorn stellt jetzt eine grosse Zelle dar, in deren Innern eine kleinere, die „generative" Zelle, erscheint. Die Zentrosomen sind wegzulassen. (Guignard.)

Diese Zelle ist die „generative" oder „antheridiale" Zelle, und die andere Zelle muss der „Pollenschlauchzelle" bei den Gymnospermen entsprechen. Wenn das Pollenkorn auf die Narbe gelangt und die Bedingungen günstig sind, so beginnt es mit der „Keimung", d. h. es bildet sich ein Pollenschlauch, indem die Intine sich durch die Keimporen nach außen vorwölbt.

Durch ein besonderes Gewebe im Griffel, dem leitenden Zellengewebe hindurch, welches dem Pollenschlauch Nahrung zuführt, wächst dieser wie eine Hyphe in den Raum des Fruchtknotens hinein, wo er eine Zeitlang frei weiter wachsen muß. Der Pollenschlauch führt wellen- oder schraubenförmige Nutationsbewegungen aus, durch welche er bis zum Ei gelangt; gelegentlich weisen Papillen im Fruchtknoten selbst zu diesem den Weg.

Der Zeitraum, welcher zwischen der Bestäubung und der Befruchtung liegt, die Zeiten also, welche der Pollenschlauch braucht, um von der Narbe bis zum Ei zu gelangen, sind sehr verschieden. Bei Gräsern und Halbgräsern handelt es sich nur um einige Stunden; bei Crocus mit seinem 6—7 cm langen Griffel sind es 1—3 Tage; bei vielen Orchideen viele Tage oder Wochen und sogar Monate (bei gewissen Orchideen 3—12 Monate), ja die Eier werden hier sogar erst nach der Bestäubung und als eine Folge dieser letzteren gebildet. Auch beim Haselstrauch sind die Eier zur Zeit der Bestäubung noch nicht entwickelt.

Der typische und wahrscheinlich ursprünglichere Vorgang ist der, dass der Pollenschlauch durch die Mikropyle eindringt und dann zum Embryosack hinwächst (Porogamie, Fig. 477). Wir kennen indessen bereits einige Beispiele dafür, dass er auf anderem Wege eindringt (Aporogamie), entweder durch die Spitze der Samenanlage, wenn die Mikropyle zugewachsen ist (Akrogamie), oder durch die Chalaza (Chalazogamie) oder auch auf anderem Wege intercellular (Endotropismus). Der erste Fall von Chalazogamie, welcher beobachtet wurde, war Casuarina (Treub, 1891), später kamen hinzu Birke, Eller, Haselstrauch, Steinbuche und Juglans (Nawaschin, Margaret Benson). Bei all diesen niederen Phanerogamen wächst der Pollenschlauch intercellular und ohne Hohlräume zu passieren von der Chalaza durch den Nucellus aufwärts oder zum Teil sogar durch den Embryosack zur Eizelle hinauf. — Bei Alchimilla arvensis wächst der Pollenschlauch dagegen durch das Integument aufwärts und dringt entweder durch die geschlossene Mikropyle ein oder weiter unten quer durch den Nucellus hindurch zur Eizelle vor (Murbeck). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Ulmus (Nawaschin).

315a. Die Befruchtung. Der oben erwähnte Pollenschlauchkern wandert zuerst, vor dem generativen, in das vordere Ende des Pollenschlauchs, geht aber später zugrunde (Fig. 478 *A*). Der generative Kern teilt sich hierauf in zwei, die beiden Spermakerne, welche eine meist etwas längliche Form haben; eine eigene Cytoplasmaschicht wird gewöhnlich nicht um diese Kerne gebildet, sondern sie liegen frei im Pollenschlauch-Plasma (Fig. 478 *gz*). Sie treten durch die Spitze des Pollenschlauchs in den Embryosack über, wandern in sein Cytoplasma ein, und die Eizelle wird darauf von einer der beiden befruchtet. Diese Befruchtung besteht in einer engen Verschmelzung der beiden Kerne (Fig. 189, S. 142; Fig. 478 *C*, *D*; näheres in § 320).

Dass die beiden generativen Zellen den generativen Zellen bei den Gymnospermen homolog sind, lässt sich nicht bezweifeln; ob sie wie bei den Cycadeen und bei Ginkgo Eigenbewegung haben, wissen wir noch nicht; doch deutet die Wurm- oder Schraubenform, welche ihre Kerne bei manchen Pflanzen annehmen (Fig. 478 *C*, Fig. 479), darauf hin. Später, im Verlaufe der Verschmelzung, runden sich die Kerne ab und gleichen dann eher gewöhnlichen Zellkernen (Fig. 478 *D*), deren Form sie bei einigen Pflanzen von Anfang an haben.

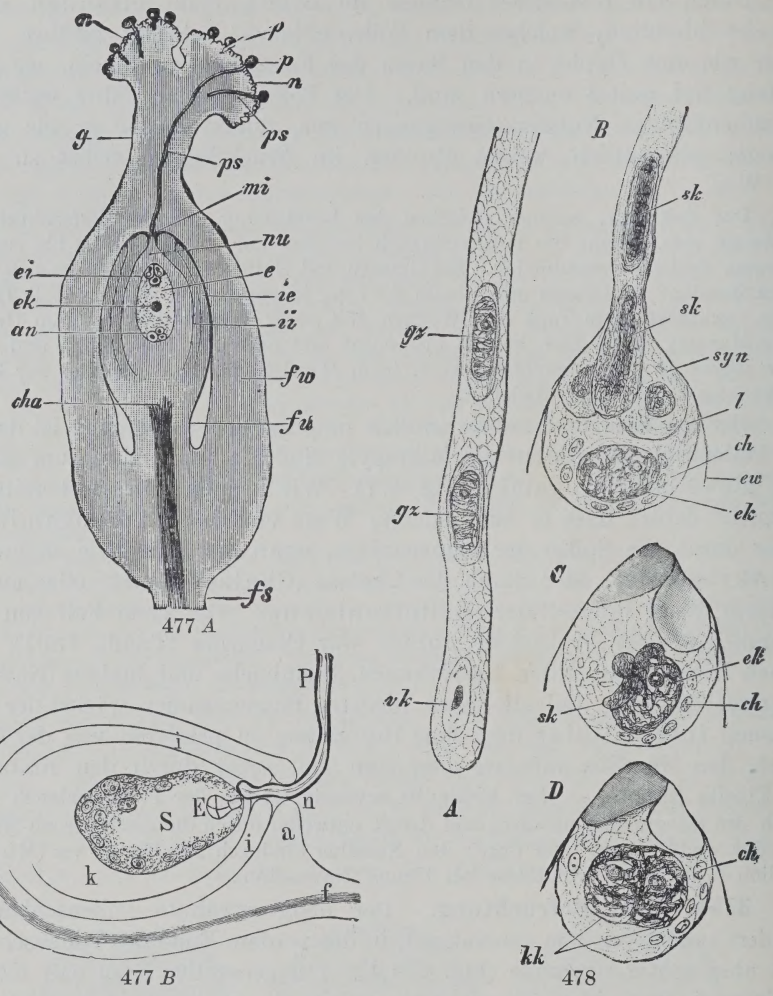


Fig. 477. *A Polygonum.* Von acht Pollenkörnern *(p)*, welche auf die Narbe *(n)* gefallen sind, haben fünf Pollenschläuche *(ps)* gebildet. Ein Schlauch ist durch den Griffel *(g)* zur Mikropyle *(mi)* abwärts gedrungen. *nu* der Nucellus *(ii* und *ie* inneres und äusseres Integument); *e* Embryosack; *ek* Zentralkern; *ei* Eizelle und Synergiden; *an* Antipoden; *cha* Chalaza; *fs* Stiel des Fruchtknotens *(fw)*; *fu* Funiculus (Schimper usw.). *B* Längsschnitt durch eine anatrope Samenknospe kurz nach der Befruchtung, *a* äusseres Integument; *i—i* inneres Integument; *f* Funiculus; *k* Nucellus; *S* Embryosack mit beginnender Sameneiweissbildung; in seinem einen Ende liegt der noch ganz kleine, aus wenigen Zellen bestehende Embryo *(E)*; *P* der Pollenschlauch, welcher durch die Mikropyle *(n)* zum Embryosack vorgedrungen ist. (Prantl).) — Fig. 478. *Lilium Martagon. A* der Pollenschlauch mit den beiden generativen Zellen *(gz)* und dem Pollenschlauchkern *(vk)*. *B* das Ende des Pollenschlauches mit den beiden Samenzellen *(sk)* dringt in den Embryosack *(ew)* ein; *syn* Synergiden; *ek* Eizellenkern. *C*, *D* die Synergiden sind zugrunde gegangen, der Samenzellenkern verschmilzt mit dem Eikern; *ch* Chromatophoren. (Guignard.)

Auch darin gleichen die generativen Kerne den Kernen der Samenzellen bei den Gymnospermen und den archegoniaten Sporenpflanzen, dass sie einen dichteren Chromatininhalt besitzen; wie es scheint, fehlen ihnen jedoch die charakteristischen Plasmabestandteile der Spermatozoïden.

315 b. Die Folgen der Befruchtung zeigen sich

1. darin, dass der Zentralkern durch fortgesetzte Teilung (Fig. 475 *B*), eine Menge frei liegender Kerne im Wandplasma des Embryosacks hervorbringt, welche sich später mit einer Membran umgeben. Durch weitere Kernteilungen wird der Embryosack mit einem an Speichernahrung reichen Parenchym, dem „Sameneiweiss" (Endosperm) ausgefüllt (Fig. 477 *B*; Fig. 186, S. 139). Gegenüber den Gymnospermen besteht also hier der grosse Unterschied, dass die Speichernahrung für den Embryo nicht vor, sondern erst nach der Befruchtung gebildet wird.
2. Die Eizelle umgibt sich mit einer Membran und beginnt einen Teilungsprozess, welcher zur Bildung eines Embryo führt (Fig. 477 *B*).
3. Die Synergiden und meist auch die Antipoden gehen zugrunde.

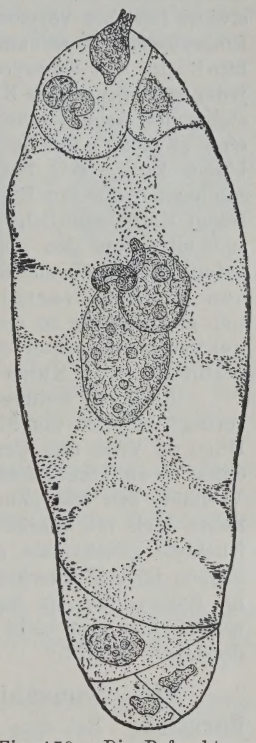


Fig. 479. Die Befruchtung bei *Lilium Martagon*. Der eine männliche (schraubenförmige) Kern liegt oben bei der Eizelle, der andere (schraubenförmige) bei den beiden Polkernen. (Guignard.)

315 c. Doppelte Befruchtung. Schon früher hatte man beobachtet, dass der Kern der einen Samenzelle mit dem Eikern zum Keimkern verschmilzt und dass gerade darin der wesentlichste Akt der Befruchtung besteht; die Eizelle wird dadurch zum Embryo, erhält eine Zellwand und beginnt sich zu teilen. In neuerer Zeit haben nun Nawaschin (1898), Guignard (1899) und andere Untersuchungen veröffentlicht, nach welchen der zweite generative Kern entweder mit dem oberen oder dem unteren Polkern oder aber mit dem von den beiden Polkernen gebildeten Zentralkern verschmilzt (Fig. 479), und dass erst nach der Verschmelzung dieser drei Kerne zu einem einzigen der Teilungsprozess beginnt, welcher zur Bildung von Sameneiweiss führt. Nawaschin sieht darin einen wirklichen Befruchtungsprozess, wodurch das Endosperm also zu einer Art von Embryo mit ernährungsphysiologischer Funktion würde; Guignard und Strasburger betrachten den Vorgang als eine „unechte Befruchtung" oder „vegetative Befruchtung". Welche Auffassung die richtige und wie verbreitet diese „doppelte Befruchtung" ist, wissen wir noch nicht; da sie aber jetzt schon von so weit verschiedenen Pflanzen wie den Liliaceen und Compositen bekannt ist, kommt sie vermutlich allgemein bei den Angiospermen vor (näheres in § 320).

Für Nawaschins Auffassung von der Verschmelzung der drei Kerne als einer echten Befruchtung spricht erstens, dass zwei Kerne dabei als weiblich betrachtet werden müssen, und ausserdem vielleicht ein Vergleich mit der bei Gnetum stattfindenden Befruchtung. Hier bildet sich nämlich im unteren Teile des Embryosackes ein Sameneiweiss (welches vermutlich einem Vorkeim homolog ist), während der obere Teil des Embryosacks in seinem wandständigen Plasma eine sehr grosse Menge freier Kerne führt. In den Embryosack können mehrere Pollenschläuche eintreten, von denen jeder zwei generative Kerne besitzt; die Kerne dieser letzteren können sich mit irgend einem der freien Kerne im oberen Teile des Embryosacks vereinigen und bilden dann eine „Zygote", welche zu einem Keimfaden auswachsen und somit einen Embryo bilden kann. Wir haben also hier einen Anfang von Polyembryonie, doch gelangt schliesslich nur ein Embryo zu vollkommener Ausbildung. Wie es scheint, sind die freien Kerne sämtlich weiblich, und im Zusammenhang damit dürfen wir wohl auch zum mindesten den oberen Polkern als wirklich weiblich auffassen. Mit dieser Annahme stehen wir allerdings vor der merkwürdigen Erscheinung, dass zwei Embryonen von ganz verschiedenem Werte zur Entwicklung gelangen: einer, welcher sich gleichmässig zu einer neuen, normalen Pflanze fortbilden kann, und ein zweiter, welcher nichts weiter darstellt als ein Parenchym mit Speichernahrung, welches dazu bestimmt ist, in Kürze von seinem Bruderembryo aufgezehrt zu werden.

Noch ein weiteres Moment spricht dafür, dass hier wirklich eine Befruchtung vorliegt, nämlich die Bildung von Bastardsameneiweiss, welches beim Mais von Hugo de Vries und Correns beobachtet worden ist; damit lassen sich auch die von Giltay erwähnten Bastardkörner des Roggens zusammenstellen. Der Mais bildet eine Varietät, den sog. „Zuckermais", dessen Sameneiweiss sich nicht wie beim gewöhnlichen Mais mit Stärke, sondern mit anderen Kohlehydraten füllt. H. de Vries befruchtete Zuckermais mit Pollen von Stärkemais und erhielt in den ausgebildeten Kolben teils „Zuckerkorn", teils „Stärkekorn", wie bei der Vaterpflanze, also sowohl im Embryo als im Sameneiweiss hybride Formen. Die väterlichen Eigenschaften wurden hier also nicht bloss auf den Embryo, sondern auch auf Organe ausserhalb desselben vererbt.

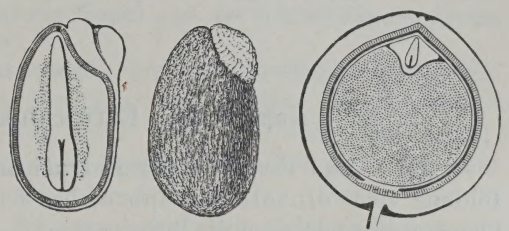
316. Samenbildung bei Spermatophyten (Phanerogamen); Postfloration. Bei den Gymnospermen wird also das Sameneiweiss vor der Befruchtung gebildet und ist dem Vorkeim homolog. Dagegen ist der Bau des reifen Samens nicht wesentlich von dem der Angiospermen verschieden.

Die Folgen der Befruchtung bei den Angiospermen sind also: Umbildung des Eies (der Samenanlage) zum Samen, wobei 1. die Eizelle nach der Befruchtung zum Embryo wird, welcher eine kürzere oder längere Ruheperiode durchmachen kann, bevor er sich weiter entwickelt („keimt"), 2. Sameneiweiss aus der Zentralzelle nach der oben besprochenen doppelten Befruchtung hervorgeht, und 3. die Integumente zur Samenschale umgebildet werden. So entsteht also ein Samen mit seinen charakteristischen Bestandteilen (Fig. 480; s. S. 21, Fig. 33). Wenn das junge Sameneiweiss noch vor der Reife des Samens aufgezehrt wird oder wenn es überhaupt nicht zur Bildung von Sameneiweiss kommt (wie bei den Orchideen), so resultiert daraus Samen ohne Sameneiweiss.

Derjenige Teil des Nucellus, welcher zwischen Embryosack und Wand liegt, wird in der Regel vom heranwachsenden Embryosack verdrängt, in gewissen Fällen aber füllen sich auch seine Zellen, sämtlich oder zum Teil, mit Speichernahrung und werden so zu Sameneiweiss umgebildet. Dieses ausserhalb des Embryosacks gebildete Sameneiweiss nennen wir Perisperm

im Gegensatz zu dem im Innern des Embryosacks gebildeten Endosperm. Perisperm kommt selten vor (Piperaceen, Fig. 481, Nymphaeaceen, Canna, Chenopodiaceen, Caryophyllaceen).

Der Samen der Gymnospermen ist also ganz deutlich ein umgebildetes Makrosporangium, welches seine Makrospore mit dem in ihm enthaltenen Vorkeim einschliesst, welch letzterer wiederum den durch die Befruchtung eines Archegons entstandenen Embryo enthält. Das gleiche gilt für die Samen der Angiospermen, doch ist die Homologie zwischen Sameneiweiss der Angiospermen und dem der Gymnospermen unklar und zweifelhaft. Die Samen stellen eine der wesentlichsten Eigentümlichkeiten der Phanerogamen oder Blütenpflanzen dar, denn bei keiner einzigen der höheren Sporenpflanzen, bei welchen homologe Organe sich nachweisen lassen, macht der Embryo einen ähnlichen Ruhezustand durch; die Keimanlage entwickelt sich bei diesen nach der Befruchtung ohne Unterbrechung weiter, und die Ruheperiode ist in das Sporenstadium verlegt. — Die Blütenpflanzen (Phanerogamen) werden daher besser als Samenpflanzen (Spermatophyten) bezeichnet.



480 481

Fig. 480. Samen von *Viola*, ganz und im Längsschnitt. (Baillon.) — Fig. 481. Perisperm (um den Keim herum) und Endosperm bei *Piper*. (Baillon.)

Postfloration. Die Befruchtung bewirkt ferner die weitere Entwicklung und Umbildung der Fruchtblätter, bei den Angiospermen namentlich die Umbildung des Fruchtknotens zum Samengehäuse (s. Frucht, Kap. 54).

Endlich spielen sich eine Reihe von anderen Vorgängen in der Blüte ab, welche entweder ganz unterblieben oder jedenfalls erst später und langsamer eingetreten wären, wenn keine Befruchtung stattgefunden hätte (sog. „postflorale" Erscheinungen, Postfloration), deren Aufgabe gewöhnlich der Schutz der jungen Frucht und die Verbreitung des reifen Samens bilden. Hierher gehören folgende Erscheinungen: Der Kelch fällt ab oder wird (besonders bei Sympetalen), oft zu dem Zwecke, die junge Frucht zu schützen, in verschiedener Weise umgebildet; gelegentlich wird er zu einem Aussaatapparat (Korbblüter u. a.); Krone und Staubblätter welken und fallen ab, ebenso der Griffel, oder sie unterliegen weiteren Umwandlungen; der Blütenboden erfährt in mehreren Fällen eine eigenartige Ausbildung, z. B. bei der Erdbeere und der Rose. Auch auf die Entwicklung des Blütenstiels oder der Achsen des ganzen Blütenstandes kann die Befruchtung Einfluss gewinnen, z. B. bei Anacardium und Rhus Cotinus; bei der ersteren Pflanze wird der Stiel zu einem dicken, fleischigen, apfelähnlichen Körper, bei der letzteren werden die sterilen Achsen behaart und dienen zur Ausbreitung der Früchte, welche unbehaarte fruchttragende Stiele haben. Der Blütenstiel und die Kelchblätter führen verschiedene Bewegungen aus, indem sie die Früchte in die für sie günstigste Stellung bringen usw. Auch anatomische Veränderungen treten ein; die Leitungsbahnen im Stiel können an Umfang zunehmen, um

den steigenden Anforderungen an Nahrungszufuhr zu genügen; die Festigungsgewebe können soweit erstarken, dass der Stiel das Gewicht der schweren Früchte zu tragen vermag (z. B. bei den Cucurbitaceen).

Kapitel 47. Entwicklung des Embryos.

317. Das Resultat der Befruchtung bei den Thallophyten war die Bildung einer einzelligen Spore, bei den Moosen, Gefässkryptogamen und Phanerogamen dagegen die Bildung eines mehrzelligen Keimes (Embryos), resp. einer Mooskapsel, einer Gefässkryptogame oder eines Spermatophyten (einer Phanerogame). Für die Entwicklungsgeschichte solcher Keime mögen folgende Beispiele dienen.

Die Moose. Nachdem die befruchtete Eizelle sich mit einer Membran umgeben hat, teilt sie sich durch eine Querwand in zwei Zellen; die untere entwickelt sich zu einem besonderen Körper, dem Fuss, welcher der Mutterpflanze die Nahrung für den Keim entnimmt (die Partie unterhalb der dunklen Linie in Fig. 482 *A*, *B*). Die obere Zelle teilt sich derart, dass

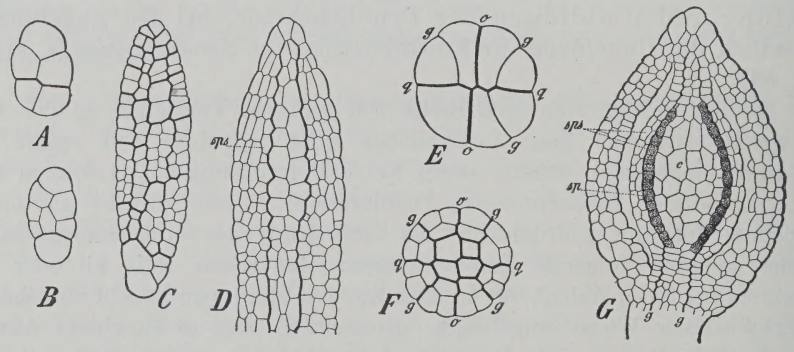


Fig. 482. Entwicklung der Frucht von *Phascum cuspidatum* im Längs- und Querschnitt. *A*, *B* junger Keimling; *C* älterer Keimling; *D* noch älterer Keimling, dessen Kapsel deutlich gegen den Stiel abgegrenzt ist. *E* Querschnitt durch das zweite und dritte Segment eines jüngeren Keimlings. *F* Querschnitt durch einen etwas älteren Keimling. *G* Längsschnitt durch eine junge Kapsel, nachdem sich der Intercellularraum zwischen Kapselwandung und Sporensack gebildet hat; *sps* Sporensack; *sp* Sporenmutterzellen: *g*—*g* Grenze zwischen Amphi- und Endothecium. (Kienitz-Gerloff.)

eine zweischneidig keilförmige Scheitelzelle entsteht, von deren Wachstum wir auf S. 192 gesprochen haben, und indem im Innern die Entwicklung und Differenzierung mit grosser Regelmässigkeit fortschreitet, kommt zuletzt die Mooskapsel zustande (s. Fig. 482 mit Erklärung). — Fig. 482 *C* zeigt zur Linken sieben, zur Rechten sechs durch dunklere Linien angedeutete Segmente, deren (jedenfalls zu Beginn) sehr regelmässige Teilungen leicht zu erkennen sind. Ein Quer-

schnitt durch den Embryo zeigt eine ebenso regelmässige Teilungsfolge; in Fig. *E* ist *q—q* die Grenze zwischen den beiden Segmentreihen; jedes Segment hat sich durch eine senkrecht stehende Wand *o—o* geteilt. Darauf treten die Wände *g—g* auf. Alle diese Wände finden sich in Fig. *F* wieder, aus welcher ferner zu ersehen ist, dass in der Mitte ein „Grundquadrat", in Wirklichkeit ein Längsstrang *(Endothecium)* entsteht, welches von einem bereits aus zwei Zellschichten gebildeten Mantel *(Amphithecium)* umgeben ist. Die Entwicklung geht mit grosser Regelmässigkeit weiter; vom Grundquadrate stammen die Säule *(Columella)* der Kapsel und die sporenbildenden Zellen, von dem Mantel die Kapselwand ab (*G*).

Eine Farnpflanze entsteht ebenso wie die Mooskapsel durch Befruchtung einer Eizelle in einem Archegon. Mit größter Regelmässigkeit gehen die Zellteilungen vor sich (Fig. 483). Die erste Wand (die Basalwand, *I* in der Figur) steht schräg zur Längsachse des Archegons (sie stellt sich ungefähr senkrecht zur Richtung der Schwerkraft). Darauf folgt in jeder der beiden Zellen eine zur Basalwand senkrecht stehende Wand (die Transversalwände, *II* in der Figur, mit dunklen Linien ausgezogen), und in jeder der so entstandenen vier Zellen (Quadranten) eine senkrecht auf

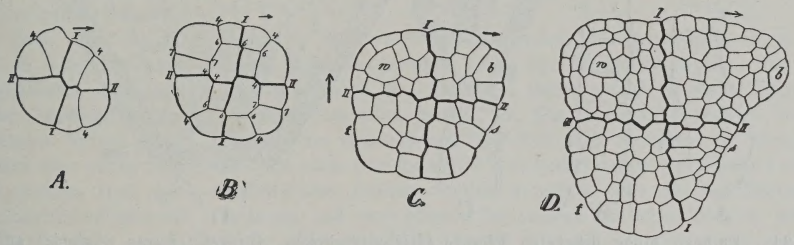


Fig. 483. Entwicklung des Embryos von *Pteris cretica* im optischen Längsschnitt. Die Wände sind nach ihrer Bildungsfolge numeriert; die Quadrantenwände *I* und *II* sind dunkler als die übrigen gehalten. Das Archegon ist senkrecht und aufrecht gedacht (also seiner gewöhnlichen Stellung entgegengesetzt). Die wagerecht stehenden Pfeile geben die Längsachse des Vorkeims an. *w* Wurzel; *b* Keimblatt; *s* Sprosspitze; *f* Fuss. (Kienitz-Gerloff.)

der vorhergehenden stehende (in der Ebene der Figur liegende, daher nicht sichtbare) Wand, die Medianwände, so dass sich der Embryo nun aus acht Zellen (Octanten) aufbaut. Manchmal treten die Transversalwände vor den Medianwänden, manchmal nach diesen auf. Jede der Octantenzellen hat ihre Bestimmung, die eine bildet die Sprossspitze, zwei das erste und eine das zweite Blatt; eine bildet die erste Wurzel, zwei den „Fuss" und die achte endlich wird zu keiner besonderen Bildung verwendet (s. Fig. 483 mit Erklärung). — Von den vier epibasalen (über der Basalwand liegenden) Octantenzellen entwickelt sich eine durch fortgesetzte Zellteilung zu einer mit tetraëdrischer Scheitelzelle wachsenden Sprosspitze *(s)*; zwei weitere Zellen, welche auf der anderen Seite der Transversalwand, *II*, liegen, bilden zusammen das erste Blatt (Keimblatt; *b* in der Figur) und aus dem vierten endlich geht das zweite Blatt hervor. Von den vier Octanten in der hypobasalen Hälfte des Keims bilden die zwei auf der einen Seite der Transversalwand liegenden zusammen den Fuss (*f*, welcher dem Embryo Nahrung von der Mutterpflanze zuführt); eine der übrigen Zellen, welche auf der anderen Seite der Transversalwand liegen, bildet die erste Wurzel, indem sich bald eine tetraëdrische Scheitelzelle (*w* der Figur) ausprägt, und die vierte endlich erhält keine besondere Bestimmung oder geht mit in der Bildung des Fusses auf.

In den Hauptzügen geht die Keimbildung bei den Farnen und Equiseten in gleicher Weise vor sich, bei den Lycopodineen aber treten einige Abweichungen auf; es bildet sich unter anderem ein neues Organ, der Embryoträger (Suspensor).

Entwicklung des Embryos bei den Samenpflanzen (Phanerogamen). Nachdem sich der neu entstandene Embryo mit einer Membran umgeben hat, verlängert er sich (in der Richtung der Längsachse des Embryosacks); durch Zellteilungen bildet sich meist erst ein kürzerer oder längerer Zellfaden (Embryoträger, Suspensor), an dessen von der Mikropyle entferntem Ende der eigentliche Embryo zur Ausbildung gelangt

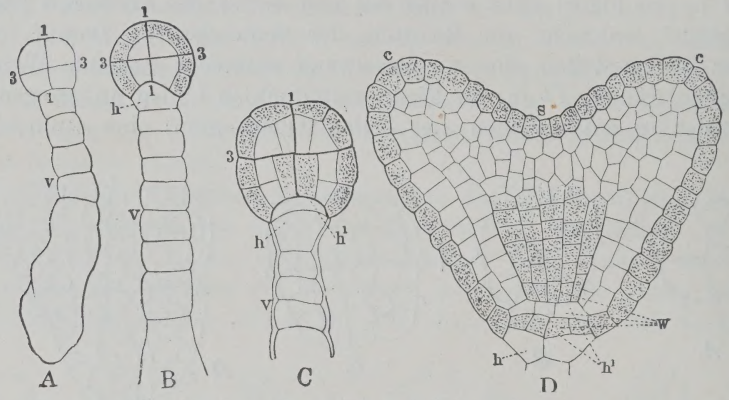


Fig. 484. Embryo einer dikotylen Pflanze (Hirtentäschchen, *Capsella bursa pastoris*) auf verschiedenen Entwicklungsstufen. *v* Embryoträger; *S* Sprosspitze, wo sich später die Keimknospe ausbilden wird; *c* Keimblätter; *w* Initialgruppen für die drei Gewebe. (Hanstein.)

(Fig. 484, 485). Die Teilungen, welchen der Embryo seinen Aufbau verdankt, gehen vielfach mit ausserordentlicher Regelmässigkeit sowohl bei Monokotylen als auch in noch höherem Grade bei den Dikotylen vor sich. Ganz allgemein weichen die Phanerogamen in der Embryobildung darin von den Kryptogamen ab, dass die Entwicklung ohne Scheitelzelle erfolgt; sehr frühzeitig werden die Bildungsgewebe der Oberhaut und der übrigen Gewebe der Sprossachse angelegt (vergl. S. 194).

Als erstes Beispiel sei die dikotyle Capsella bursa pastoris angeführt, deren Entwicklung nach Hanstein folgendermassen verläuft: Die kugelförmige Endzelle (Fig. 484 *A*) teilt sich längs durch die Wand *1—1*: die nächsten (zwei) Wände stehen senkrecht auf dieser und liegen in der Ebene der Figur; die dritte Serie von (vier) Wänden sind die Querwände *3—3*. Dadurch hat sich nun der Embryo in acht Zellen (Octanten) geteilt. Die nächste Stufe bildet die Teilung dieser acht Zellen durch Wände, welche der Peripherie parallel stehen (perikline Wände); damit ist die Oberhaut (Epidermis) angelegt (die dunkle, äusserste Zellschicht in den Figuren). Darauf teilen sich die acht inneren Zellen durch Wände, welche einigermassen parallel zur Längsachse stehen, und ganz ähnlich wie in der Mooskapsel differenziert sich in der unteren Hälfte des Embryos ein zentrales Gewebe (in *C* und *D* schattiert), das Plerom oder der künftige Zentralzylinder, während die zwischen diesem und der Epidermis liegenden Zellen die Rinde bilden. Beide entwickeln sich nun je nach den ihnen

gestellten Aufgaben weiter. Die letzte Zelle des Embryoträgers, welche an den jungen Embryo angrenzt, hat sich inzwischen in diesen hineingewölbt; sie teilt sich durch eine Zellwand in zwei, und die obere dieser beiden neuen Zellen (die Hypophyse, h^1) beteiligt sich an der Bildung des Embryos und zwar stammen die Wurzelhaube und die innerhalb dieser liegenden Teilungsgewebe Zellen von ihr ab (gewöhnlicher Wurzeltypus bei den Dikotylen, vergl. S. 195). Aus der oberen, im wesentlichen über den Wänden *3—3* liegenden Hälfte des Embryos gehen die beiden Keimblätter (Kotyledonen, *c* in *D*) hervor; die Gipfelknospe des Embryos (Plumula) wird hier erst bei der Keimung gebildet.

Alisma Plantago mag als Beispiel für die Monokotylen dienen. Der Text zur Figur 485 gibt Aufschluss über den Entwicklungsgang, welcher einigermassen von dem des Capsellaembryos abweicht.

Die angeführten Beispiele aus ganz verschiedenen Abteilungen des Pflanzenreiches zeigen, dass die Zellen auch in embryonalen, wenigzelligen Körpern bereits gesetzmässige Stellungen haben können und dass jeder von ihnen schon ihre bestimmte zukünftige Aufgabe zugeteilt sein kann. Der junge Embryo wächst also vorläufig durch Zellteilungen an allen Stellen seines Körpers gleichzeitig weiter; bald aber stellt sich der Gegensatz zwischen Bildungsgewebe (Vegetationspunkten) und Dauergewebe ein.

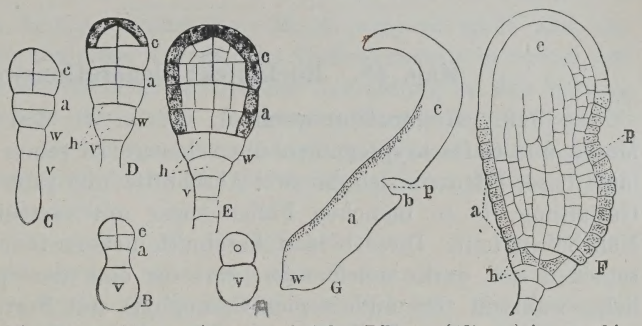


Fig. 485. Embryo einer monokotylen Pflanze *(Alisma)* in verschiedenen Entwicklungsstadien (nach der Altersfolge *A—G*). Bei *A* ist die Eizelle durch eine Querwand, durch welche die Embryoträgerzelle *(v)* abgegrenzt wird, geteilt. *B*. Die Endzelle hat sich in Octanten geteilt; vom Embryoträger hat sich noch eine Zelle *(a)* abgegrenzt. In *C* ist noch eine Zelle *(w)* vom Embryoträger *(v)* abgeteilt worden. Diese beiden letzteren Zellen beteiligen sich an der Bildung des Embryos, und zwar bildet *a* den unteren Teil seines Körpers, während *w* die „Hypophyse" *(h)* bildet, von welcher sich die Wurzelhaube ableitet. Mit Hilfe der Buchstaben lassen sich die von den erwähnten Zellen abstammenden Zellen in *D* und *E* wiederfinden. In den Abbildungen der älteren Embryonen ist die Oberhaut (Dermatogen) schattiert. Aus *F* ersehen wir, dass die ganze Partie *c* zum Keimblatt (Cotyledon) wird; bei *p* wird sich später die Keimknospe bilden, so dass das Keimblatt auf der Embryoachse deutlich endständig angebracht ist. *G* ist das älteste Stadium, weniger stark vergrössert als die anderen; *c* ist das Keimblatt, *b* das nächste Blatt; *p* der Vegetationspunkt der Keimknospe; *a* das hypokotyle Glied und *w* die Keimwurzel. (Hanstein.)

318. In all den vielen bildlichen Wiedergaben embryonaler Gewebe, welche im Laufe der Zeit, besonders in den Jahren von 1850—1880 publiziert worden sind, fallen gemeinsame Züge in der Anordnung der Zellen auf, auch wenn die Abbildungen von ganz verschiedenen Organen stammen. So könnte Fig. 482 *F* ebenso gut den Querschnitt eines Drüsenhaares oder eines Phanerogamen-Embryos oder der Achsen gewisser Kryptogamen wie einen Mooskeim vorstellen, und ebenso ist leicht zu sehen, dass in den Längsschnitten des Stengels von Hippuris (S. 194) und der Wurzel von Pteris (S. 194) bestimmte Züge gemeinsam sind, welche sich namentlich darin zeigen, dass die Zellwände Reihen bilden, von welchen die einen parallel zur Oberfläche des Organes (perikline Wände), die andern senkrecht zu dieser stehen (antikline Wände). Sachs hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass diesen Erscheinungen mechanische und geometrische Prinzipien zugrunde liegen müssen, und darauf eine Lehre gegründet, deren Hauptzüge die folgenden sind. Die Art des Wachstums ist unabhängig von der Zellenvermehrung, das ersehen wir z. B. aus der Fig. 232 *C* (S. 191)

und bei einzelligen Pflanzen wie Caulerpa, Vaucheria und anderen (Fig. 7, 8, 10, 11). Das Protoplasma bewegt sich in bestimmten Richtungen, bei vielzelligen Pflanzen aber teilt es den Körper in einzelne Kammern. Die Stellung der ganz jungen Zellwände ist ausschliesslich abhängig vom inneren Wachstum und der äusseren Form des Organs, und spielt sein morphologischer oder physiologischer Wert dabei keine Rolle. Ferner stehen neu angelegte Wände senkrecht auf älteren, und junge Tochterzellen sind meistens einander im Volumen ungefähr gleich.

Kap. 48. Rückblick; Generationswechsel.

§ 319. Generationswechsel. Wenn wir den Entwicklungsgang der Moose und Gefässkryptogamen überschauen, so sehen wir, dass der Lebenslauf dieser Pflanzen sich in zwei Abschnitte mit ganz verschiedener äusserer Gestaltung, ja in manchen Fällen sogar mit verschiedenem Standort und Nährboden teilt. Diese beiden Abschnitte heissen Generationen und unterscheiden sich darin voneinander, dass der eine (der Sporophyt) ungeschlechtlich, während der andere (der Gamophyt) mit Fortpflanzungsorganen ausgestattet ist. Der einen Generation folgt in regelmässigem Wechsel die andere, und jede einzelne folgt also ihrer eigenen Fortpflanzungsart, ganz ebenso, wie der Generationswechsel sich bei gewissen Tieren abspielt (Chamisso 1819, Steenstrup 1842).

Der Gamophyt. Wenn beispielsweise eine Moosspore keimt, so bildet sich ein Vorkeim, auf welchem dann durch Knospung die eigentliche Moospflanze (Fig. 370) entsteht, welche bei den höheren Moosen die Form beblätterter Sprosse annimmt; auf ihr entstehen männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane, die Antheridien und Archegonien (s. S. 488). Das Ganze bildet die geschlechtliche Generation, den Gamophyten, eine autophytische Pflanze mit Rhizoïden und Chlorophyll. In gleicher Weise gehen aus der Keimung der Pteridophytensporen Vorkeime hervor, welche Gamophyten darstellen und welche zugrunde gehen, wenn der Sporophyt sich entwickelt hat. Bei Wasserfarnen, bei Isoetes und Selaginella ist insofern eine Differenzierung eingetreten, als gewisse Sporen (die Mikrosporen) nur stark reduzierte männliche Vorkeime, andere (die Makrosporen) nur weibliche Vorkeime hervorbringen, welche gleichfalls in Grösse und Anzahl der Antheridien und Archegonien sowie darin reduziert erscheinen, dass sie kein autophytisches Leben mehr führen.

Bei den Samenpflanzen finden wir den Gamophyten noch weiter reduziert, noch unselbständiger und in schwierig zu deutender Form wieder. Der männliche Gamophyt, welcher aus einer Mikrospore (Pollenkorn) hervorgeht, tritt in Gestalt des Pollenschlauchs mit einem rudimentären Antheridium auf, welches nur zwei Spermatozoïden bildet; der weibliche, aus der Makrospore (dem Embryosack) hervorgehende Gamophyt erscheint bei den Gymnospermen als Sameneiweiss, welches vor der Befruchtung entsteht und mit deutlichen Archegonien ausgestattet ist (S. 499), bei den Angiospermen dagegen als eine kleine Gruppe nackter Zellen, deren

Homologien noch nicht völlig aufgeklärt sind, von denen aber eine Zelle den wichtigsten Teil eines Archegons, die Eizelle, darstellt. Die Synergiden sind wahrscheinlich den beiden Halszellen eines Archegonium homolog; die Eizelle und der obere Polkern dagegen der Zentralzelle resp. der Bauchkanalzelle desselben Archegonium gleichwertig. Die Antipoden mit dem zweiten Polkern sind nach Porsch den entsprechenden Zellen eines zweiten Archegonium homolog.

Nehmen wir die höchst organisierten Moose aus, so stellt also der Gamophyt überall einen thallösen Körper ohne Differenzierung in Spross und Blatt dar. Er erreicht den höchsten Grad seiner Ausbildung bei den Moosen, wird aber, je weiter wir in der Reihe: — isospore Pteridophyten — heterospore Pteridophyten — Gymnospermen — Angiospermen — fortschreiten, mehr und mehr reduziert und bildet bei den letztgenannten fast nur noch ein Organ auf dem Sporophyten.

Die Aufgabe des Gamophyten ist die Befruchtung. Bei den Sporenpflanzen (Moosen, Pteridophyten) geschieht die Befruchtung durch Spermatozoiden mit Eigenbewegung bei Gegenwart von Wasser: die Spermatozoiden müssen durch das Wasser den Weg zu den Eizellen der Archegonien finden. Bei den Phanerogamen (Gymnospermen und Angiospermen) spielt sich die Befruchtung im Zusammenhang damit, dass die Makrosporen in ihren Sporangien auf der Mutterpflanze bleiben, in anderer Form ab; hier werden die Mikrosporen (vom Wind, durch Insekten u. a.) in die Nähe der Makrosporen gebracht und entwickeln dort die oben erwähnten Pollenschläuche, in welchen man bisher nur bei den niederst organisierten (ältesten) Phanerogamen (Cycadeen, Ginkgo) Spermatozoiden mit Eigenbewegung gefunden hat (Fig. 473).

Der Sporophyt. Aus der Befruchtung der Eizelle geht bei den höheren Kryptogamen ein Embryo hervor, welcher sich sofort zur sporentragenden Pflanze, dem Sporophyten (Kap. 47) weiterentwickelt; bei den Moosen tritt er in Gestalt eines einzigen Sporogoniums auf, das auf dem Gamophyten sitzt, bei den Pteridophyten in Gestalt einer manchmal sehr grosse Dimensionen erreichenden beblätterten Pflanze (Farne, Schachtelhalme usw.), an deren Blättern („Sporophyllen") die Sporangien sitzen. Das für den Sporophyten charakteristische Fortpflanzungsorgan ist die durch Tetradenteilung gebildete Spore. Bei den Phanerogamen unterbricht der Embryo eine Zeitlang seine Entwicklung und bleibt in Ruhe innerhalb des umgebildeten Makrosporangiums (dem Samen), bis er zur Keimung gelangt und eine gleiche, hoch organisierte „Blütenpflanze" hervorbringt, in deren Blüten Sporen entstehen. Der Sporophyt ist typisch eine Luftgeneration.

Über das Zustandekommen der „Blüte" ist folgendes zu bemerken:

Gefässsporenpflanzen (Gefässkryptogamen). Die Sporangien der Farne sitzen, wie wir auf S. 472 gesehen haben, an den Blättern, welch letztere in der Regel von den Laubblättern weder in Gestalt, Grösse noch Stellung abweichen (ausgenommen z. B. Blechnum, Struthiopteris u. a.,

welche „fertile“ und „sterile“ Blätter besitzen); der Sproß, welcher sie hervorbringt, ist im Wachstum unbegrenzt. Bei den Schachtelhalmen (Equisetum) und den Bärlappen (Lycopodineen) dagegen sind Blätter, welche die Sporangien tragen (die Sporophylle), fast immer stark von den sterilen verschieden; sie sind oft von diesen durch eine Übergangsregion getrennt und meist in einem ährenähnlichen kurzgliedrigen Trieb vereint, welcher das Wachstum des Sprosses abschließt: in dieser Bildung finden wir die erste rohe Form einer „Blüte“. Die heterosporen Pteridophyten und die Phanerogamen gehen darin noch weiter; bei Marsilia und Pilularia sitzen die Mikro- und Makrosporangien in denselben Fruchthaufen (sorus), bei Salvinia dagegen in verschiedenen. Bei Selaginella und Isoëtes trägt jedes Sporophyll entweder nur Mikro- oder Makrosporangien, ist entweder männlich oder weiblich (Fig. 486); bei Isoëtes sind sie sogar gruppenweise verteilt, indem an jedem Jahrestrieb erst ein Satz Blätter mit Makrosporangien und darnach ein zweiter Satz mit Mikrosporangien zur Entwicklung gelangt.

Fig. 486. „Blüte“ von Selaginella im Längsschnitt; auf der linken Seite führt sie Mikrosporangien, auf der rechten Makrosporangien. (Sachs.)

Bei den Samenpflanzen werden die „Geschlechtsblätter“ (Staubblätter und Fruchtblätter) ebenfalls auf kurzgliedrigen Trieben vereint, welche wir „Blüten“ nennen, und zwar entweder die Staubblätter auf einem Trieb (männliche Blüten) (Fig. 469 *a*) und die Fruchtblätter auf einem anderen (weibliche Blüten) (Fig. 469 *b*), oder aber beide auf der gleichen Achse (zweigeschlechtige oder Zwitterblüten), in welchem Falle die Staubblätter unter den Fruchtblättern stehen. Damit die Mikrosporen (Pollenkörner) in die Nähe der Makrospore (zu der Mikropyle bei den Gymnospermen, zu der Narbe bei den Angiospermen) gelangen können, werden eine Reihe von besonderen baulichen Einrichtungen notwendig, welche den Kryptogamen fremd sind; meist werden die Blüten mit einer unterhalb oder außerhalb der Staub- und Fruchtblätter stehenden Blütenhülle (Perigon) ausgestattet, welche durch Farbe und Duft usw. ausgezeichnet sein kann. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit dieser Einrichtungen macht ihre Besprechung in einem eigenen besonderen Abschnitt notwendig: Blüte (Kap. 50); Blütenstand (Kap. 51); Bestäubung (Kap. 52).

Hierzu kommt noch folgendes. Die Samen, welche auf den Sporophyten zur Entwicklung gelangen, müssen von diesen längere Zeit hindurch ernährt und beschützt werden; später müssen sie ausgesäet werden. Zu diesen Zwecken dient nun wiederum eine weitere, lange Reihe von Besonderheiten in der Ausbildung und im Bau, welche ebenfalls in einem selbständigen (9.) Abschnitt besprochen werden: Samen (Kap. 53), Frucht (Kap. 54), Samenaussaat (Kap. 55).

Der Entwicklungsgang des Sporophyten ist also dem des Gamophyten entgegengesetzt; am Anfang der Reihe stehen die am einfachsten organi-

sierten (die Moose) mit einem einzigen Sporangium, am Ende derselben dagegen bei den höchst organisierten Gewächsen eine sowohl morphologisch wie anatomisch reich differenzierte Pflanze, deren Mikro- und Makrosporen an Blüten gebunden sind, und von deren äusserst reduzierten Gamophyten die weiblichen in den Sporangien eingeschlossen bleiben, welche zu Samen umgebildet werden, während die männlichen Pollenschläuche entwickeln.

Unter Generationswechsel haben wir den gesetzmässigen Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Pflanzen innerhalb ein und derselben Art zu verstehen. Ausser bei Moosen, Pteridophyten und Phanerogamen findet sich echter Generationswechsel bei einigen wenigen Algen.

Ein Generationswechsel liegt bei den Florideen vor; das Cystocarp muss als Sporophyt aufgefasst werden, welcher sich ebenso wie bei den Muscineen auf dem Gamophyten entwickelt. (Nach Yamanouchi findet doch eine Reduktionsteilung statt bei den Tetrasporangien von Polysiphonia violacea.) Ähnlich liegen die Verhältnisse bei einer Reihe von Ascomyceten und bei den Uredineen, wenn man den Prozess, wie er sich bei der Bildung der Aecidien abspielt, als Befruchtung auffassen darf.

Verschieden vom Generationswechsel sind die Pleomorphie, welche von Thallophyten bekannt ist, und bei welcher die Reihenfolge innerhalb des Entwickelungskreises von äusseren Bedingungen abhängig ist, und die Polymorphie gewisser Pilze, bei welchen mehrere ungeschlechtliche Formen in gesetzmässiger Reihe unabhängig von äusseren Bedingungen aufeinander folgen.

319a. Reduktionsteilung. Die Zahl der Chromosomen in einem Zellkern ist für jede Art constant und in der Regel ziemlich klein (6, 8, 12 bis zu etwa 100). Es hat sich nun gezeigt, dass die Zahl der Chromosomen im Gamophyten durchgängig nur halb so gross ist wie im Sporophyten (den „somatischen" Zellen); Strasburger nimmt an, dass die Chromosomenzahl des Gamophyten die phylogenetisch ursprünglichere ist, und dass die Chromosomenzahl des Sporophyten bei der Befruchtung verdoppelt wird, bis dann zu einem gewissen Zeitpunkt vor der Sporenbildung in den Sporenmutterzellen eine Reduktion auf die Hälfte stattfindet.

Bei den Moosen beispielsweise besitzt der ganze grosse Gamophyt nur halb soviel Chromosomen in den Kernen als das Sporogon; eine Reduktion geht hier der Sporenbildung voraus. Bei den Samenpflanzen ist umgekehrt der vegetative Körper doppelt chromosomisch (diploïde Generation) und der winzige Gamophyt einfach chromosomisch (haploïde Generation). Wie eigentlich diese Reduktion vor sich geht, ist eine noch umstrittene Frage, scheint aber in Grundzügen sich folgendermassen abzuspielen. Der Teilung geht ein Stadium voraus, welches Moore mit „Synapsis" bezeichnet: das Kerngerüst sammelt sich in einem einseitigen Knäuel, wobei die Chromatinfäden oder Chromosomen sich zu Paaren vereinigen. Man nimmt an, dass die einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen diese Fadenpaare bilden. Was eigentlich im Synapsisstadium vor sich geht, wissen wir nicht. Inzwischen hat sich eine Kernspindel gebildet und die Chromosomenpaare haben sich im Äquator gesammelt; darauf trennen sich die Chromosomen eines jeden Paares voneinander und wandern je zu ihrem Pole hin (die heterotypische Teilung); die neuen Kerne haben also nur die halbe Chromo-

somenzahl des Mutterkerns. Man nimmt an, dass in jedem Chromosomenpaar ein väterliches und ein entsprechendes mütterliches Chromosom ist. Ob das väterliche oder mütterliche Chromosom eines Paares nach diesem oder jenem Pol befördert wird, bleibt dem Zufall überlassen; es finden sich auf diese Weise väterliche und mütterliche Chromosomen in allen möglichen Combinationen in den Tochterkernanlagen zusammen; dadurch eröffnen sich, soweit es sich um Kreuzungen handelt, weitgehende Möglichkeiten für mannigfaltige Combinationen der von den Stammformen kommenden verschiedenen Eigenschaften, soweit diese an die Bestandteile der Chromosomen geknüpft sind. Bei den Tieren treten allgemein in dem durch Befruchtung entstandenen Individuum bei den Kernteilungen doppelt so viele Chromosomen auf, als in den zur Vereinigung gelangten geschlechtlichen Kernen, während diese Zahl wieder reduciert wird, wenn sich neue Geschlechtszellen bilden, unter Ausstossung der sogenannten Richtungskörper. Bei einigen niedrig organisierten Pflanzen ohne Generationswechsel hat man Reduktionsteilung unmittelbar nach der Befruchtung beobachtet.

Kap. 49.

Allgemeines über die geschlechtliche Fortpflanzung.

320. Folgende der geschlechtlichen Fortpflanzung stets eigenen Züge verdienen hervorgehoben zu werden:

1. Überall im Pflanzenreiche (wie im Tierreiche) besteht die geschlechtliche Fortpflanzung, und zwar sowohl die Kopulation wie die Befruchtung in allen ihren Formen, in einer materiellen Verschmelzung von zwei an sich nicht entwicklungsfähigen Zellen zu einer einzigen neuen Zelle, welche imstande ist, sich weiter zu entwickeln und ein neues Individuum zu bilden. Immer ist es die männliche Zelle, welche die weibliche aufsucht, wobei wohl stets chemotaktische Wirkungen eine Rolle spielen.

2. Die eine Zelle, die männliche, erscheint in den einfachsten Fällen (bei den Planogameten) meist nur um ein geringes kleiner als die weibliche, doch wächst dieser Größenunterschied mit zunehmender Differenzierung bedeutend; die männliche Zelle wird relativ noch kleiner, die weibliche relativ größer. Ferner werden in den männlichen Sexualorganen gewöhnlich eine große Anzahl von männlichen Zellen gebildet, während in den weiblichen Sexualorganen meist nur eine Eizelle enthalten ist.

Die weiblichen Fortpflanzungszellen sind bei vielen Algen grün, haben aber ein farbloses, nicht gekörntes Vorderende, welches den farblosen Vorderenden der Planogameten entspricht, mit deren Verschmelzung der Kopulationsakt eingeleitet wird, und welche sich bei den Eizellen der höchsten Sporenpflanzen wiederfinden; auch ist sie reich an Nährstoffen (Öl u. dergl.).

Die männliche Zelle ist in Fällen echter Befruchtung farblos oder bräunlich, jedenfalls gewöhnlich nicht grün. Diese besonderen Eigenschaften sowie das große Volumen der Eizelle finden ihre Erklärung darin, daß die weibliche Zelle für den Aufbau der jungen Pflanze (Bildung von Zellwänden, Keimung usw.) Nährmaterial mitbringt oder sich für diese Zwecke Nährstoffe beschaffen muß, während die männliche Zelle für die Ernährung kaum eine Rolle spielt, sondern hauptsächlich als Anstoß wirkt, welcher die Entwicklung der Eizelle in Gang bringt und dem Embryo bestimmte Eigenschaften zuführt. Der männliche Kern ist sehr reich an Nuclein, während der weibliche relativ sehr wenig Nuclein enthält.

3. Während die weibliche Zelle in allen Fällen von Befruchtung (als „Eizelle") von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt ist und keine Eigenbewegung besitzt, ist die männliche stets, wenn Wasser als Medium bei der Befruchtung eine Rolle spielt, mit Eigenbewegung begabt. Diese Tatsache steht im Zusammenhang damit, daß die weibliche Zelle gewöhnlich in ihrem Oogonium liegen bleibt, während die männliche sie aufzusuchen und daher imstande sein muß, sich im Wasser fortzubewegen.

4. Wenn die männliche Zelle ein Spermatozoid von geringer materieller Masse ist, so besteht sie zum größten Teil aus dem Zellkern (dessen Chromatin von Farbstoffen stark gefärbt wird) und besitzt nur eine dünne Hülle von Cytoplasma (das sich nur schwach färbt).

Die Entwicklung der schraubenförmigen Spermatozoiden ist bei den Characeen, den Farnen und den Equiseten nach Belajeff ganz die gleiche und spielt sich nach dem auf S. 489 gegebenen Beispiel ab, welchem auch die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Cycadeen und bei Gingko folgt: Das Spermatozoid ist in der Hauptsache ein schraubenförmiger Kern, der von einer geringen Menge von Cytoplasma umgeben und an seinem vorderen Ende mit einem schraubenförmigen Band, dem Blepharoplasten, versehen ist, von welchem die Cilien entspringen. Ebenso bestehen die Samenzellen der Angiospermen aus einem relativ großen Kern mit einer dünnen Cytoplasmaschicht (Fig. 478, S. 504). Der Kern des Spermatozoides ist gewöhnlich dichter und verhältnismäßig reicher an Chromatin als die Kerne der vegetativen Zellen.

Die Entwickelung der Spermatozoiden bei den Tieren zeigt eine merkwürdige Übereinstimmung mit der der Pflanzen — ein schlagendes Beispiel dafür, dass die gleiche Funktion gleiche Formen und Entwickelung bedingt. So hat es sich z. B. gezeigt, dass der Kopf im Spermatozoid des Salamanders ganz wie der wesentliche Teil der pflanzlichen Spermatozoiden vom Kerne der Mutterzelle (des Spermatiden) gebildet wird, dass das „Mittelstück" dem Blepharoplasten und der Schwanz mit seinem sehr complicierten Bau im ganzen den Cilien entspricht.

5. Das genauere Studium der Vorgänge bei der Verschmelzung der beiden Geschlechtszellen hat in einer bereits recht bedeutenden Anzahl von Fällen gelehrt, daß das Cytoplasma der einen Zelle mit dem der anderen und ebenso der Kern der einen Zelle mit dem der anderen Zelle verschmilzt. Von besonderer Wichtigkeit scheint die Verschmelzung der Kerne der männlichen und weiblichen Zelle zu sein, was einmal aus der

besonderen Sorgfalt, mit welcher die Verteilung ihres Chromatins zwischen beiden erfolgt (s. S. 142—143) und ferner aus der Tatsache hervorgeht, daß die Spermatozoiden bei Archegoniaten und Angiospermen im wesentlichen nur Kerne sind. Doch nimmt auch das Cytoplasma am Befruchtungsprozeß teil. Kernverschmelzung ist sowohl bei isogamer wie oogamer Fortpflanzung und in so vielen Fällen beobachtet worden, daß wir annehmen dürfen, daß sie ebenso wie im Tierreiche auch im Pflanzenreiche überall verbreitet ist. Als Beispiel von Algen mit isogamer Fortpflanzung seien Chlamydomonas (Fig. 188), Spirogyra, Zygnema, Cosmarium u. a. Conjugaten, Diatomeen, Ectocarpus usw. genannt; als Beispiele für Pflanzen mit oogamer Fortpflanzung Sphaeroplea, Fucus, Ascophyllum, Nemalion (Fig. 450), Oedogonium u. a. Oedogonium ist Gegenstand der Fig. 487, welche die Darstellung auf S. 141 ergänzt; die Samenzelle (*B*) dringt in die Eizelle ein (*A*, *C* usw.); der Kern der ersteren unterscheidet sich deutlich von dem der letzteren dadurch, dass er kleiner, dichter und chromatinreicher ist; in den Figuren lässt sich die fortschreitende Verschmelzung verfolgen.

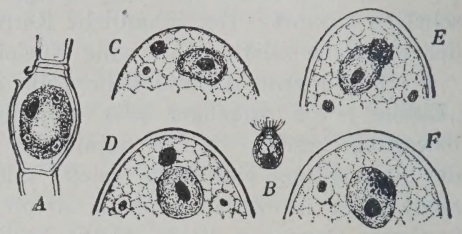


Fig. 487. Oedogonium Boscii. *A* Oogonium; *B* Spermatozoid. *C*—*F* oberer Teil der Eizelle; das Spermatozoid ist eingedrungen und sein Kern verschmilzt mit dem weiblichen Kern (*E*—*F*). (Klebahn.)

Von ganz besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhange die vielkernigen Algen und Algenpilze (Phycomyceten). Von den vielen in den Antheridien und Oogonien vorhandenen Kernen nämlich beteiligt sich z. B. bei Vaucheria (Fig. 447) und bei vielen Peronosporaceen (Fig. 453) von jeder Seite nur ein einziger an der Verschmelzung; die übrigen kommen nicht in Betracht. Die Fig. 488 stellt diesen Fall in einem Beispiel dar: bei 1 sehen wir viele Kerne sowohl in dem Antheridium *(an)* wie in dem Oogonium *(og)*; bei 2 sind die Kerne des Oogoniums mit Ausnahme eines einzigen zentralen Kerns im Periplasma gelagert, ebenso dringt im Befruchtungsschlauche nur ein einziger Kern zu dem Kern der Eizelle vor. In der befruchteten Eizelle (3) erscheint ein großer,

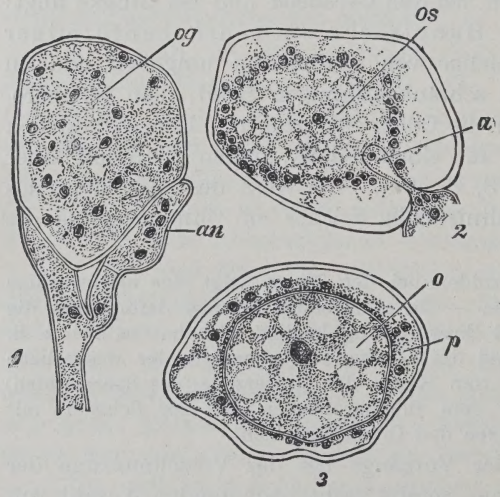


Fig. 488. Befruchtung bei den Peronosporaceen. 1. Peronospora parasitica; *og* junges Oogonium; *an* Antheridium. 2. Oogonium von Cystopus candidus. 3. Oospore (*o*) von Cystopus candidus von Periplasma (*p*) umgeben. $\left(\frac{666}{1}\right)$. (Wager.)

durch Verschmelzung gebildeter Kern, während alle anderen Kerne aussen um die Oospore herum im Periplasma liegen (vergl. im übrigen S. 142—143). Bei anderen Peronosporaceen enthält die Eizelle mehrere Kerne, zu welchen aus dem Antheridium Kerne in entsprechender Zahl übertreten, von denen jeder mit seinem Eikern verschmilzt. Endlich gibt es auch Peronosporaceen, bei denen die Verhältnisse wie bei Sphaeroplea liegen; hier besitzt die Eizelle ebenfalls mehrere Kerne, von denen indessen nur ein einziger sich mit dem Spermakern vereint.

Über Kernverschmelzung bei den Ascomyceten siehe oben (S. 488).

Bei den Pteridophyten und den Cycadeen hat man beobachtet, dass die männliche eigenbewegliche Zelle nach dem Eindringen in die Eizelle ihr Cilien tragendes Band (Fig. 472 *D* bei *c*) abwirft, worauf ihr Kern mit dem der Eizelle verschmilzt. Ihr Cytoplasma vereinigt sich ganz wie bei tiefer stehenden Pflanzen mit dem der Eizelle. Ebenso sind Kernverschmelzungen bei den Nadelhölzern bekannt (Fig. 489).

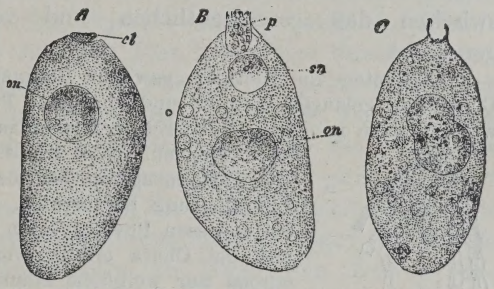


Fig. 489. Eizelle der Fichte mit Zellkern (*on*) und Bauchkanalzelle (*cl*). In *B* ist der Samenzellenkern (*sn*) aus dem Pollenschlauch *p* in die Eizelle eingedrungen; in *C* verschmelzen Samenzellenkern und Eikern. (Strasburger.)

Bei den Angiospermen kann ja kein Zweifel darüber herrschen, daß bei der Verschmelzung des einen Samenzellkernes mit dem Kern der Eizelle echte Befruchtung vorliegt (S. 505; Fig. 479).

Über die richtige Auffassung der Verschmelzung der beiden Polkerne herrscht wie bereits oben erwähnt, grosse Unklarheit, welche nach der Entdeckung der Verschmelzung des zweiten Samenzellkernes mit den Polkernen noch gewachsen ist. Wenn Guignard in dieser Verschmelzung keine echte Befruchtung erblicken will, so liegt das besonders daran, dass hier Kerne mit ungleicher Chromosomenzahl zur Vereinigung gelangen, da der Centralkern durch Vereinigung von zwei Polkernen, je mit derselben Chromosomenzahl wie der zweite Spermakern, entstanden ist. Es handelte sich darnach hier um einen Vorgang, den O. Hertwig als „vegetative Befruchtung" bezeichnet hat, welche nur einen Anstoss zur weiteren Entwickelung, zur Bildung eines Speichergewebes bedeutet.

6. Sobald die Kernverschmelzung vollzogen ist, umgibt sich die so gebildete Keimzelle mit einer Zellmembran, kann sich aber im weiteren verschieden verhalten; bei tieferstehenden Pflanzen wird sie zur einzelligen Spore, welche eine kürzere oder längere Ruhezeit durchmachen kann, bei anderen schreitet sie ohne Pause durch fortgesetzte Zellteilungen in ihrer Entwickelung weiter. Bei den Samenpflanzen erfährt die Entwickelung später auf einem bestimmten Standpunkt eine Unterbrechung von einer gewissen Dauer, bis die Keimung des Samens eintritt (s. Kap. 56).

7. Die Befruchtung umfaßt zwei scharf zu unterscheidende Momente, nämlich 1. den Anstoß zur weiteren Entwickelung, welcher auch auf andere

Weise, wie bei normaler oder künstlich hervorgebrachter Parthenogenese, zustande kommen kann, und 2. die Übertragung der vom Vater kommenden „Anlagen" und die Mischung der Vererbungssubstanzen, eine Qualitätenmischung.

321. Parthenogenese. Apogamie. Normalerweise kommt also ein Embryo durch die Befruchtung der Eizelle und deren spätere Entwicklung durch Zellteilung zustande. Wir kennen indessen sowohl im Tier- als im Pflanzenreich Beispiele dafür, daß sich eine weibliche Zelle ohne vorausgegangene Vereinigung mit einer männlichen Zelle zum Embryo entwickelt. Wir sprechen in diesen Fällen von Parthenogenese (Jungfernzeugung; *πάρθενος*, Jungfrau; *γένεσις*, Erzeugung). Parthenogenese scheint auf den untersten Stufen des Pflanzenlebens nicht selten zu sein, wo der Unterschied zwischen den geschlechtlichen und vegetativen Zellen überdies noch gering ist.

Gameten von Ulothrix, gewissen Braunalgen u. a. können, wenn sie nicht zur Copulation gelangen, keimen und eine neue Pflanze hervorbringen, welche indessen wenigstens in manchen Fällen schwächlicher ausfällt als die aus dem Geschlechtsakte resultierenden. Nach Klebs können äussere Faktoren diese Bildung von Parthenosporen bei mehreren Algen mit normaler oogamer Fortpflanzung hervorrufen. Ebenso kennen wir Parthenogenese bei gewissen Phycomyceten (Saprolegnia), bei Marsilia (nach Shaw) und bei Chara crinita; von dieser letzteren kommen in Nordeuropa nur weibliche Pflanzen vor, trotzdem entstehen aus den Oosporen ohne Befruchtung normale Keimpflanzen.

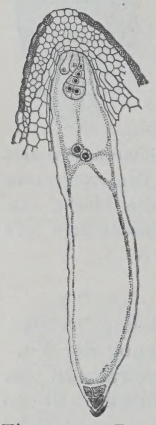


Fig. 490. Längsschnitt durch den Embryosack und den oberen Teil des Nucellus bei Alchemilla. Im oberen Teile des Embryosackes ist ein kleiner Embryo entstanden. (Murbeck.)

Es bleibt indessen noch näher zu untersuchen, in wieweit die sich entwickelnden Eizellen einfache (reduzierte) oder doppelte Chromosomenzahl besitzen. Bei einer ganzen Anzahl von Phanerogamen entwickelt sich die Eizelle oder diejenige Zelle, welche die Stelle der Eizelle einnimmt, zum Embryo, ohne daß irgend ein Befruchtungsakt vorausgegangen wäre, die Eizelle aber führt hier die somatische (nicht halbierte) Chromosomenzahl. So liegen die Verhältnisse jedenfalls bei den Alchemillaarten der Gruppe Eualchemilla (Fig. 490), bei Antennaria alpina, Taraxacum, Arten von Hieracium, Thalictrum purpurascens (fakultativ) und vermutlich auch bei Ficus hirta, Wikstroemia indica, Cucumis sativus usw., oder es ist zum mindesten mit der Kernteilung keine durchaus typische Reduktionsteilung verbunden. Bei manchen dieser Pflanzen ist die Befruchtung durch den Verschluß der Mikropyle oder die mangelhafte Entwicklung der Pollenkörner ausgeschlossen. Im Gegensatz zu den angeführten Pflanzen haben Antennaria dioica und Alchimilla arvensis normale Befruchtung, und die unbefruchtete Eizelle führt ebenso wie die Samenzelle eine reduzierte Chromosomenzahl. Thalictrum purpurascens und einige parthenogenetischen Hieracien haben nebenher auch normale Befruchtung.

Im Tierreiche kennen wir manche Beispiele für Parthenogenese sowie

für künstlich hervorgerufene parthenogenetische Entwicklung des Eies (Seeigel, Seesterne usw). Überall aber, wo die Befruchtung regelmäßig unterbleibt, tritt auch keine Reduktionsteilung ein oder die Verringerung der Chromosomenzahl auf die Hälfte wird auf verschiedene Weise bald wieder gut gemacht. Bei Farnen, bei welchen der Embryo sich unmittelbar auf dem Vorkeim bildet (welch letzterer ja die einfache Chromosomenzahl aufweist), hat man beim Fehlen von Archegonien und Antheridien beobachtet, daß ein Kern aus einer der Vorkeimzellen zu dem Kern einer anderen Vorkeimzelle übertritt und mit diesem verschmilzt; an dieser Stelle geht dann die Keimbildung vor sich.

Wir kennen in der Literatur eine ganze Reihe von weiteren Beispielen für „Parthenogenese" bei Phanerogamen, so bei einer Euphorbiacee aus Neuholland, Coelebogyne ilicifolia, welche, obgleich nur die weibliche Pflanze nach Europa eingeführt ist, doch Jahr für Jahr keimfähige Samen hervorbringt; ferner werden folgende phanerogame Pflanzen als parthenogenetisch angegeben: Mercurialis annua, Hanf, Spinat, Bryonia dioica, Funkia ovata, Citrus, Datisca cannabina und andere. Die wirkliche Natur der „Parthenogenese" ist bei Funkia und bei Allium fragrans (Strasburger) aufgeklärt worden und besteht hier in folgendem: Die Eizelle geht meist zu Grunde und ein oder mehrere Keime entwickeln sich unter eigenartiger Knospenbildung in den nach der Mikropyle zu liegenden Zellen des Nucellus; merkwürdigerweise nehmen die Knospen die Gestalt des Embryos an. Man kann sie als Adventivembryonen bezeichnen und als Beispiel einer „unechten" Parthenogenese, ausgeprägter Apogamie, betrachten.

Als Apogamie, d. h. Geschlechtsverlust, bezeichnete de Bary (1878) die Erscheinung, daß die sexuelle Fortpflanzung gewissen Farnen verloren gegangen ist, indem die Archegonien auf ihrem Vorkeim entweder gar nicht zur Entwickelung gelangen oder jedenfalls keinen Embryo bilden, dass aber an dessen Stelle und an seinem normalen Platz ohne Befruchtung sich Sprosse bilden, welche zu neuen Farnen, Sporophyten, auswachsen. Abgesehen von einigen Fällen, in denen sie gelegentlich beobachtet worden ist (Todea, Osmunda, Ceratopteris), ist Apogamie vor allem von drei Farnarten bekannt, nämlich: Bei Asplenium Filix femina var. cristatum und Pteris cretica werden nie Archegonien gebildet; bei Aspidium falcatum werden Archegonien ziemlich häufig neben Antheridien gebildet, ohne dass indessen Befruchtung stattfände.

Auch in anderen Gebieten des Pflanzenreiches ist Apogamie beobachtet worden, so vor allem bei den Pilzen, von denen die höheren Basidiomyceten, wie wir annehmen müssen, ihre Fortpflanzungsfähigkeit verloren haben und sich nur noch vegetativ durch Sporen, Conidien, Oidien, Chlamydosporen u. dergl. vermehren (s. § 303). Doch sind auch Phanerogamen in großer Zahl bekannt, deren Fortpflanzungsfähigkeit geschwächt oder gar völlig verloren gegangen ist, und welche sich vorzugsweise oder ausschließlich in der einen oder anderen Weise (s. oben S. 474) auf vegetativem Wege vermehren, z. B. der Meerrettich, einige vivipare Gräser, Phragmites, Zuckerrohr, Acorus

Calamus, Lysimachia nummularia, Ficaria, Musa paradisiaca und sapientum, Antennaria alpina, Arten von Alchemilla. Einige von diesen Pflanzen sind alte Kulturgewächse (z. B. Zuckerrohr und Musa).

Apogamie kann auf verschiedenem Wege zustande kommen, und zwar:

Die Geschlechtsorgane des Gamophyten werden unterdrückt, und vegetative Sprosse (Sporophyten, zuweilen nur Sporangien) treten an ihre Stelle; so bei den angeführten Farnen.

Der Gamophyt wird ganz unterdrückt; so bei gewissen blütenlosen Phanerogamen (s. z. B. vivipare Gräser, S. 476, Fig. 441) u. a., sowie bei Isoëtes lacustris, wenn hier an Stelle von Sporangien vegetative Sprosse zur Ausbildung gelangen, ferner bei üppig wachsenden Phanerogamen und bei Pflanzen mit gefüllten Blüten.

Die einfachste Form von Apogamie sind die erwähnten Fälle von Parthenogenese aus einer Eizelle mit nicht reduzierter Chromosomenzahl. Die nächste Stufe bilden die angegebenen Beispiele von Embryoentwicklung aus Polkernen, Synergiden oder Antipodenzellen. Auf einer weiteren Stufe stehen die Nucellarembryonen, an welche sich die weiteren Fälle anschliessen.

Allem Anschein nach müssen wir wohl die Apogamie als Rückschritt in morphologischer und physiologischer Hinsicht betrachten. Die ihr zu Grunde liegenden Ursachen sind uns nicht genau bekannt und gewiss auch je nach dem Fall verschiedener Natur. In vielen Fällen beruht der Geschlechtsverlust auf Bastardbildung, in anderen scheinen Lichtmangel, übergrosse Feuchtigkeit oder andere äussere (lokale) Faktoren dabei eine Rolle zuspielen. In eigentümlicher Kausalverbindung mit Apogamie steht die Erscheinung, dass apogame Pflanzen sich sehr oft ungewöhnlich stark vegetativ vermehren; dabei ist die Schwächung oder der Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung gewiss das primäre, die lebhafte vegetative Vermehrung das sekundäre.

Die biologische Bedeutung der Parthenogenese und der Apogamie ist noch unklar; doch mögen diese ungewöhnlichen Formen von Embryobildung damit in Verbindung stehen, dass aus dem einen oder anderen Grunde der Befruchtung Schwierigkeiten in den Weg getreten sind.

Aposporie nennt man (nach Bower) die Erscheinung, dass die Sporenbildung unterdrückt wird, während gleichzeitig in den Sporangien selbst oder doch auf den sporenbildenden Blättern Gamophyten entstehen. Die Erscheinung der Aposporie wurde zuerst bei einer Varietät von Athyrium filix femina, später bei Varietäten von anderen Farnen beobachtet.

Hierher müssen wir auch wohl den merkwürdigen Fall rechnen, dass der Embryo bei einem Hieracium in einem Embryosack entstehen kann, welcher sich zwar in gewöhnlicher Weise, aber ohne Chromosomenreduktion und ohne Befruchtung der Eizelle entwickelt, der aber aus der Chalazaregion der Samenanlage hervorgeht und den ursprünglichen Embryosack verdrängt (Rosenberg).

322. Polyembryonie oder die Bildung von mehr als einem Embryo in einem Samen ist bei einigen Pflanzen beobachtet worden. Sie kann auf verschiedene Weise zustande kommen, immerhin aber gewinnt, selbst wenn mehrere verschiedene Möglichkeiten für Polyembryonie vorliegen, zum Schluss

fast immer nur ein einziger Embryo die Oberhand und gelangt auf Kosten der übrigen Anlagen zu vollkommener Ausbildung. Bei der oben erwähnten Bildung von Adventivembryonen aus dem Nucellus tritt häufig der Fall ein, dass sich mehrere im gleichen Embryosack entwickeln, und darin liegt wohl die häufigste Ursache für Polyembryonie. Polyembryone Samen finden wir z. B. häufig bei Orangen und Citronen, Allium fragrans, Funkia ovata, Evonymus latifolius, Coelobogyne usw.

Polyembryonie kann auch auf folgenden anderen Wegen zustande kommen: 1. Es werden mehrere Embryosäcke angelegt, z. B. bei Sequoia sempervirens, Gnetum, oft verbunden mit Bildung von Sameneiweiss (Arnoldi), und anderen Pflanzen, auch bei Angiospermen (Casuarina, Haselstrauch u. a.). 2. Es werden bei Gymnospermen mehrere Archegonien angelegt. 3. Der aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangene Embryo spaltet sich in der einen oder der anderen Weise in mehrere; so bei den Nadelhölzern. 4. Mehrere Zellen des Embryosackes bilden Embryonen; bei Allium odorum z. B. sind eine oder zwei Synergiden oder auch Antipoden daran beteiligt.

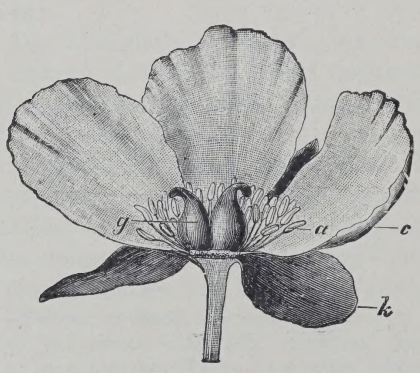
Neunter Abschnitt.

Blüte, Blütenstand, Bestäubung.

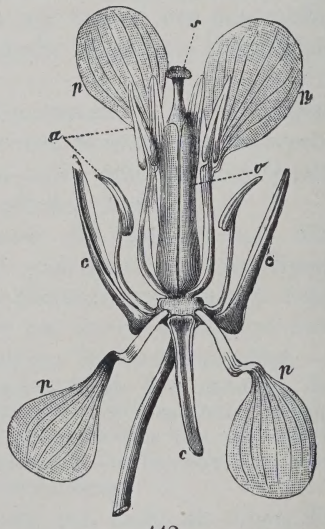
Kap. 50. Morphologie der Blüte.

323. Aus dem bisherigen (Kap. 48) geht hervor, dass die Blüte einen im Dienste der Fortpflanzung metamorphosierten, unverzweigten und begrenzten Spross oder eine Sprosspitze, eine Art Kurztrieb darstellt, welcher nach dem Fruchttragen abstirbt. Seine Aufgabe ist die Fortpflanzung oder mit andern Worten das Hervorbringen von Samen; hierum drehen sich all die zahllosen eigenartigen Einrichtungen im Bau der Blüten, und hiermit stehen auch die vielerlei Abweichungen des Blütensprosses vom vegetativen Spross in Verbindung.

Die Fortpflanzungsblätter oder Geschlechtsblätter, die Staubgefässe und die Fruchtblätter, sind die wesentlichsten Blätter der Blüte; eine Blüte, bei denen diese Blätter nicht funktionsfähig sind, ist steril.



491



442

Fig. 491. Paeonia. Blüte längs durchschnitten. *k* Kelch, *c* Krone, *a* Staubblätter, *g* Stempel. Fig. 492. Rapsblüte. *c* Kelchblätter (das nach vorn stehende herabgebogen); *p* Kronblätter (zwei nach vorn stehende herabgebogen); *a* Staubblätter; *o* Fruchtknoten; *s* Narbe. (Baillon.)

Die Blüten der Gymnospermen bestehen ausschliesslich aus Sexualblättern (Fig. 468, 469, S. 498); solche Blüten heissen „nackt". Die meisten Blüten aber besitzen ausserdem noch andere Blätter, welche unmittelbar unterhalb oder um die Geschlechtsblätter herumstehen, die Blütenhülle (Perianth). In einer „vollständigen" Blüte finden wir sowohl Blütenhülle, Staubblätter und Fruchtblätter (Stempel)[1]), welche in der angegebenen Reihenfolge von unten nach oben aufeinander folgen und an einer ganz kurzgliedrigen Achse sitzen (Fig. 491, 492). Blüten weichen vom vegetativen Spross ganz wesentlich ab, sowohl in der Form der Blätter und des Sprosses als auch in der Blattstellung usw., wovon im folgenden weiter die Rede sein wird.

Eine Blüte, welche sowohl Staubgefässe als Fruchtblätter führt, heisst zweigeschlechtig oder zwitterig (monoklin, Bezeichnung ☿), besitzt sie nur eins von beiden, so ist sie eingeschlechtig (diklin), und entweder eine männliche Blüte, mit der Bezeichnung ♂, oder weibliche Blüte, mit der Bezeichnung ♀.

324. Die Blütenhülle (Perianth) hat meist sehr wesentliche Aufgaben zu erfüllen und zwar besonders den Staub- und Fruchtblättern zum Schutze zu dienen und den für die Bestäubung notwendigen Insekten den Weg zu weisen. Haben alle Blätter im Perianth gleiche Farbe und Beschaffenheit, so heisst es einfach, gleichgültig ob es grün oder gefärbt (d. h. nicht grün) ist; findet dagegen eine Arbeitsteilung zwischen ihnen statt derart, dass die unteren (äusseren) grün sind, während die oberen (inneren) farbig sind, so heisst es doppelt, und die erstgenannten nennen wir dann Kelchblätter, die letztgenannten Kronblätter.

Ein grünes, einfaches Perianth haben Hanf, Hopfen, Buche, Eiche, Brennessel, Maulbeerbaum, Rumex, Juncus. Kronblattartig gefärbt: Daphne, Aristolochia, Liliifloren und die meisten Monokotylen.

Der Kelch und das einfache grüne Perianth haben ausser der Kohlensäureassimilation namentlich die Aufgabe, die nach innen zu liegenden Blätter in der Knospe zu schützen. In dichten Blütenständen, namentlich im Köpfchen und in der Dolde fällt diese Aufgabe oft fort, da die Blüten teils einander gegenseitig schützen, teils von den in diesen Fällen oft vorhandenen grossen Hüllblättern gedeckt werden, so dass die Kelchblätter oft reduziert werden oder verschwinden (Compositen, Umbelliferen, Araceen u. a.).

Auf den Kelch folgt die Krone. Ihre farbigen Blätter sind dünner als die des Kelchs und meist länger als diese; sie besitzen feine, meist gabelig verzweigte Nerven und enthalten gewöhnlich ätherische Öle. Ihre Aufgabe liegt auf der einen Seite darin, die Sexualblätter zu beschützen, auf der andern Seite aber besonders darin, durch Farbe und Duft die Insekten zum Zwecke der Bestäubung zu den Blüten hinzuweisen. Ihre Lebensdauer ist nur kurz; sie welken, sowie die Befruchtung ein-

---

[1]) Die Gesamtheit der Staubblätter einer Blüte heisst: Andröceum (ἀνήρ Mann; οἶκος Haus); die Gesamtheit der Fruchtblätter, gleichgültig ob sie einen oder mehrere Stempel bilden, heisst Gynöceum (γυνή Frau; οἶκος Haus). Nach Kraus ist es doch richtiger: Gynäceum von γυναικεῖον, Frauengemach.

getreten ist (ganz gefüllte und andere sterile Blüten halten sich am längsten frisch).

In einigen Fällen heisst das Perianth „Kelch", und man spricht von kronlosen Blüten, wo es consequenter Weise richtiger wäre von einer einfachen Blütenhülle, einem Perianth zu sprechen; der Grund dafür liegt darin, dass bei einem Vergleich mit den nächstverwandten Pflanzen sich herausstellt, dass diese eine doppelte Blütenhülle besitzen, und dass die Krone bei der betreffenden fehlt, während der Kelch farbig geworden ist, z. B. Caltha im Vergleich mit Eranthis und Helleborus. Ebenso nennt man den äusseren Kreis im Perianth von Fuchsia einen „farbigen Kelch", da neben diesem Genus eine Reihe von anderen Gattungen steht, bei welchen der entsprechende Kreis grün ist.

Verwachsenes Perianth. Die Blätter der Blütenhülle können „frei", d. h. voneinander getrennt (Fig. 492) oder miteinander verwachsen sein („verwachsenes" Perianth, Kelch usw., Fig. 493). Das verwachsene Perianth

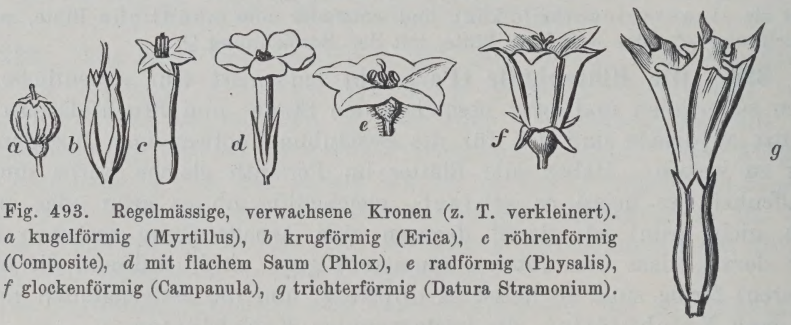


Fig. 493. Regelmässige, verwachsene Kronen (z. T. verkleinert). *a* kugelförmig (Myrtillus), *b* krugförmig (Erica), *c* röhrenförmig (Composite), *d* mit flachem Saum (Phlox), *e* radförmig (Physalis), *f* glockenförmig (Campanula), *g* trichterförmig (Datura Stramonium).

bezeichnet eine weiter vorgeschrittene Metamorphose als das nicht verwachsene, und die verwachsenblättrigen Sympetalen werden daher im System als eine höhere Stufe betrachtet, als die freiblättrigen Choripetalen. Ihre Blätter werden getrennt angelegt, während des Wachstums aber wird der Blattgrund breiter und stösst bald mit denen der Nachbarblätter zusammen; von da an wachsen sie alle gemeinsam weiter (Fig. 49, S. 32). Die Zähne oder Lappen an der Spitze der verwachsenen Partie (Fig. 493) sind die ältesten freien Teile. Je nach der Gestalt der Röhre und dem Grade der Verwachsung usw. finden wir verschiedene Formen von verwachsenen Blütenhüllen.

Beispiele für verwachsene Kronen sind auf Fig. 493 dargestellt.

Der untere engere Teil einer verwachsenen blättrigen Blüte heisst die Röhre, der obere abstehende Teil Saum, die Übergangspartie zu den beiden Schlund. Je nach der Grösse der freien Teile heisst die Blütenhülle gezähnt, gelappt, geteilt.

Die verschiedenen Formen des Perianths, namentlich der Krone, stehen alle in enger Beziehung zum Bestäubungsmodus und der Art der bestäubenden Insekten, resp. zum Schutze der Sexualblätter in der einzelnen Blüte.

325. Die Staubblätter (oder Staubgefässe) wurden bereits in § 312 besprochen.

In den allermeisten Fällen besteht jedes Staubgefäss aus einem Staubblatt, sodass die Worte „Staubblatt" und „Staubgefäss" in der gleichen Bedeutung gebraucht werden können; es gibt aber auch Fälle, in denen

mehrere Staubgefässe zu einem Staubblatte zusammengehören, in gleicher Weise wie die Teilblättchen eines zusammengesetzten Blattes nur Teile eines Ganzen sind (zusammengesetzte Staubblätter), und es steht dann ein Bündel von Staubgefässen, welche sogar manchmal unten stark verwachsen sein können, an der gleichen Stelle, an welcher vielleicht in nahe verwandten Pflanzen ein einzelnes Staubgefäss steht (Fig. 494, Linnés 18. Klasse: Polyadelphia; jedes „Bündel" entspricht einem Blatt, z. B. Hypericum, Tiliaceen und Malvaceen, mehrere Myrten usw.).

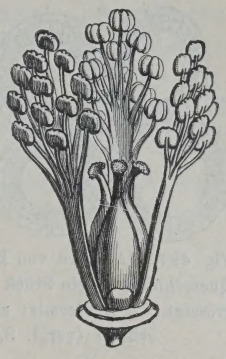
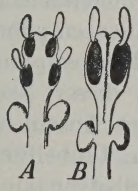


Fig. 494. Staubgefässe und Stempel einer Hypericum-Art. Am Grunde des Fruchtknotens eine Honigdrüse. (Baillon).

In einigen Fällen ist die Spaltung des Staubblattes beinahe bis zum Grunde durchgeführt, sodass nur die Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit nachweisen kann, dass es sich in Wirklichkeit um wenige zusammengesetzte und nicht um viele einzelne Staubblätter handelt. Solche, bis zum Grunde geteilte („verdoppelte", „dédoublierte") Staubblätter finden sich bei den Cruciferen (die langen Staubgefässe), bei Butomus, Rhabarber und Rumex. — Schumann macht eine andere Auffassung geltend; jedes Staubgefäss ist nach ihm ein selbständiges Blatt, gelegentlich können aber zwei bis viele gruppenweise auftreten, wenn die Raumverhältnisse am Blütengrunde es gestatten.

Die Staubblätter in einer Blüte können auch miteinander verwachsen, wenn sie in zwei Kreisen stehen, wie z. B. bei den Papilionaceen, und ebenso können sie mit der Krone verwachsen; besonders bei den Sympetalen „sitzen die Staubblätter auf der Krone."

495



496

Fig. 495. Solanum. — Fig. 496. Lauraceae. (Baillon.)

Zu dem auf S. 492 bis S. 495 über die Staubblätter im allgemeinen Gesagten lässt sich folgendes hinzufügen.

In einigen Fällen sind die Spalten, mit welchen sich die Antheren öffnen, sehr kurz und heissen dann Poren, z. B. Solanum (Fig. 495), die Ericineen; in anderen Fällen dagegen öffnen sie sich mit Klappen, d. h. kleinen rundlichen Deckeln, welche sich ablösen und zurückbiegen, z. B. bei den Familien der Berberidaceen und den Lauraceen (Fig. 496).

Das Aufspringen durch Längsspalten beruht darauf, dass die Wände der Antheren durch Austrocknen nach und nach einschrumpfen, wodurch die zweitäusserste Zellschicht in der Antherenwand, die sog. „Faserzellen", welche mit eigenartigen Verdickungsschichten versehen sind (Fig. 497), eine besondere Rolle spielt. Die Bewegungen sind rein physischer Natur. Die Klappen werden nach dem Aufspringen oft viel kürzer, so dass der Pollen ganz frei zu liegen kommt.

Connectiv heisst der Teil der Anthere, welcher zwischen den Pollensäcken liegt, und in welchem ein Gefässbündel ausläuft (Fig. 464, 497). Manchmal ist es stark in die Breite (z. B. Salvia) oder in die Länge (Viola u. a.) gezogen.

Vom Bau und Entwicklungsgeschichte der Pollenköner ist in Kap. 46 die Rede gewesen.

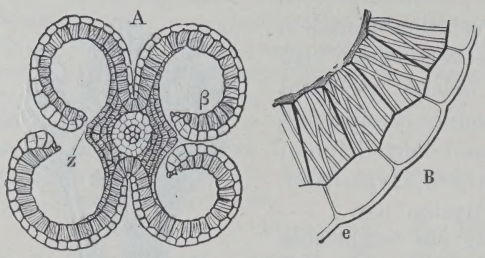


Fig. 497. Anthere von Butomus umbellatus. *A* im Querschnitt; *B* ein Stück der Wandung stärker vergrössert. *e* Epidermis; unter dieser die Faserzellenschicht (vergl. S. 495). (Sachs.)

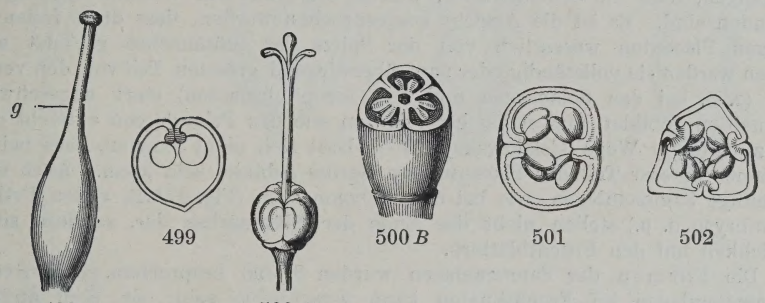
Sobald die Antheren sich geöffnet haben, was bei den meisten Landpflanzen bei trockenem guten Wetter eintritt, und der Pollen frei liegt, würde dieser letztere leicht von den Niederschlägen durchnässt und verdorben werden können, wenn er nicht in der einen oder anderen Weise geschützt würde. Dieser Schutz wird in vielen Fällen wohl durch die Form oder Stellung der Blütenhülle, namentlich der Krone, bewirkt, und zwar in der Weise, dass die letzteren ein Dach über die inneren Teile der Blüte oder doch wenigstens über die Antheren bilden; als Beispiel seien glockenförmige Kronen mit abwärts gewandter Mündung genannt, helmförmige Oberlippen, welche über die Staubgefässe hingewölbt sind, Haare, Hohlschuppen oder Deckklappen u. dergl. in der Kronröhre, welche verhindern, dass Wasser in das Innere der Blüte gelangt. Zu anderen Schutzeinrichtungen gehört, dass die Blüten sich bei Regenwetter schliessen oder dass Blütenstiele und die Stiele ganzer Blütenstände bei Regenwetter (und dunklem Wetter) sich krümmen, so dass sich die Blüteneingänge nach abwärts wenden. Wir kennen auch eine Reihe von Beispielen dafür, dass der Pollen ohne Schaden Befeuchtung durch Regen und Tau verträgt; nach Lidforss ist der Blütenstaub in exponierten Staubgefässen in der Regel widerstandsfähig (wahrscheinlich der älteste Zustand), in eingeschlossenen aber empfindlich; doch ist der Pollen mancher Pflanzen, z. B. der Xerophilen, empfindlich, auch wenn er ohne Schutz ist. In solchen Fällen wird dieser Nachteil wohl durch die grosse Menge von Pollen und die geringe Anzahl von Samenanlagen in den Fruchtknoten aufgehoben (Compositen, Umbelliferen, Gramineen usw.). Der Pollen der Wasserpflanzen ist selbstverständlich gegen Wasser unempfindlich.

326. Die Fruchtblätter; Stempel (Pistill). In Kap. 46 haben wir gesehen, dass die Blätter, welche bei den Samenpflanzen die Samenanlagen tragen, bei den Gymnospermen offen sind, so dass die Pollenkörner unmittelbar von einem Schleimtropfen auf der Mikropyle aufgefangen werden, bei den Angiospermen aber sich zu Stempeln zusammenschliessen, in deren unterem, dickeren und hohlen Teil, dem Fruchtknoten, die Samenanlagen eingeschlossen sind; die Spitze des Stempels wird als „Narbe“ (Stigma) ausgebildet, um die Pollenkörner aufzufangen.

Der einfachste Stempel besteht aus einem einzigen Fruchtblatt, dessen Ränder einander zugekrümmt und zu einer „Bauchnaht“ verwachsen sind (im Gegensatz zum Mittelnerven an der Rückenseite des Fruchtblattes,

welcher „Rückennaht“ genannt wird), und da die Samenanlagen mit sehr wenigen Ausnahmen immer am Rande der Fruchtblätter sitzen, so kommen sie also immer an die Bauchnaht an der Innenwand des Fruchtknotens zu stehen (die Placenta ist wandständig, Fig. 449); Beispiel: Leguminosen, Amygdalaceen, Ranunculaceen, Rosaceen usw. Ein einblättriger Stempel hat auch einen einfachen Griffel und eine ungeteilte Narbe (Fig. 498). Wenn ein Stempel in einer im übrigen radiären Blüte schief einsymmetrisch ist, indem der Griffel z. B. der einen Seite näher sitzt als der anderen, so ist der erstere in der Regel einblättrig, z. B. in der Kirschblüte.

Meist hat aber eine Blüte mehr als ein einziges Fruchtblatt. Es kann entweder jedes Fruchtblatt seinen eigenen Stempel bilden (Apocarpie) oder



Figg. 498—502. Verschiedene Typen von Stempeln.

sie sind alle zu einem einzigen Stempel verwachsen (Syncarpie). Der erstere Fall findet sich z. B. bei den Ranunculaceen und den Rosaceen (Fig. 491, 505); jeder Stempel zeigt dann den gleichen Bau wie der oben erwähnte einblättrige, und seine Bauchnaht wendet sich nach innen gegen die Mitte der Blüte. Die von einer solchen Blüte entwickelte Frucht heisst Sammelfrucht oder Syncarpium, und jede einzelne kleine Frucht heisst Früchtchen.

Im zweiten Fall wird der Stempel aus mehreren Fruchtblättern gebildet, welche in einem Quirl stehen und miteinander verwachsen sind, so dass nur ein einziger Fruchtknoten entsteht, welcher einen oder mehrere Griffel tragen kann (Fig. 500 *A*, 492; drei Griffel in Fig. 494). Ist bloss ein Griffel vorhanden, so ist die Narbe in der Regel in ebenso viele Teile geteilt, als Fruchtblätter vorhanden sind, und gibt damit deren Zahl an (drei in Fig. 500).

Die Narbenlappen stehen in der Regel über der Rückseite der Fruchtblätter; indessen gibt es Fälle, in welchen sie commissural stehen, d. h. zwischen den Spitzen der verwachsenen Blätter oder über den Bauchnähten (z. B. bei den meisten der zur Ordnung Rhoeadinae gehörenden Familien: Cruciferen, Papaveraceen, Fumariaceen).

Von syncarpen Stempeln finden sich nie mehr als ein einziger in der Blüte, und dieser ist meist radiär. Sein Fruchtknoten kann einfächerig sein, indem bloss die Ränder der Fruchtknoten miteinander verwachsen sind (Figg. 501, 502) oder mehrfächerig, wenn die Frucht-

blätter so stark nach der Mitte der Blüte zu umgebogen sind, dass ihre Ränder hier zusammentreffen, und auch ein Teil ihrer eingebogenen Rückenseiten miteinander verwachsen; der Fruchtknoten erhält dann ebenso viele Fächer, als Fruchtblätter vorhanden sind (Fig. 500*B*) und die Samenanlagen sitzen dann auf mittelständigen Placenten. In einzelnen Fällen entwickeln sich auch „falsche" Scheidewände zwischen den Rückennähten und Bauchnähten der Fruchtblätter (z. B. Datura, Boraginaceen und Labiaten).

Im einfächerigen, mehrblättrigen syncarpen Fruchtknoten sitzen die Samen anlagen entweder auf wandständigen Placenten (Fig. 501, 502) oder, seltener, auf einer freien, mittelständigen Placenta (Primulaceae, Caryophyllaceae u. a); dieser letztere Bau ist offenbar aus dem mehrfächerigen mit mittelständiger Placenta dadurch hervorgegangen, dass die Scheidewände, welche diese mit den Wänden vereinigen, verschwunden sind. Es ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass diese freien mittelständigen Placenten wesentlich von der Spitze der Blütenachse gebildet würden; indessen werden sie vollständig oder zum überwiegend grössten Teil von den vereinten, häufig (z. B. bei den Solanaceen und den Scrophulariaceen) stark angeschwollenen Bauchnähten gebildet, und selbst bei Pflanzen wie den Primulaceen entsteht die Placenta auf diesem Wege (Celakovsky). Doch lässt sich nicht leugnen, dass bei diesen ein kleiner innerer Teil der Placenta vom Spross gebildet sein kann. Auch einzelne endständige Samenanlagen (wie bei den Polygonaceen (Fig. 477*A*), vielen Urticaceen, Curvembryae u. a.) stellen nicht das Ende der Blütenachse dar, sondern sitzen in Wirklichkeit auf den Fruchtblättern.

Die Formen der Samenanlagen wurden S. 496 besprochen. Die Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten kann verschieden sein; sie sind aufrecht, hängend oder wagerecht, je nach dem sie von ihren Plätzen an der Placenta aufwärts oder abwärts oder wagerecht gerichtet sind. Mittelformen sind: aufsteigend und absteigend. — Epitrop, apotrop und pleurotrop nennt man (nach J. Agardh) eine umgekehrte (anatrope) oder gekrümmte (campylotrope) Samenanlage, welche sich im Laufe ihrer Entwicklung nach der Spitze des Fruchtknotens resp. seiner Basis oder Wandung zu wendet.

327. Blütenboden (Blütenachse) heisst der Gipfel der Achse, welcher die im Vorhergehenden besprochenen Blätter der Blüte trägt, wobei jedoch zu bemerken ist, dass derjenige Teil, welcher unterhalb des Kelches liegt (der Stiel), nicht mit dazu gerechnet wird. Zu den konstantesten Eigentümlichkeiten der Blüte gehört, dass der Blütenboden ganz kurzgliedrig ist, d. h. ganz kurze Internodien hat, und dass die Blätter der Blüte Rosettenstellung einnehmen. — Nur in ganz wenigen Fällen wird das eine oder andere Internodium des Blütenbodens gestreckt, z. B. zwischen Kelch und Krone (gewisse Pflanzen aus der Familie der Caryophyllaceen) oder ausserdem noch zwischen Staubblättern und Krone (bestimmte Capparidaceen [Fig. 503; hier ausserdem noch zwischen Androeceum und Gynoeceum] und Passifloren).

Stellung des Fruchtknotens. Merkwürdig sind auch die vom vegetativen Spross wesentlich abweichenden Formen, welche der Blütenboden annimmt. Hier unterscheiden wir zwischen hypogynen, perigynen und epigynen Blüten. Die Spitze der hypogynen (unterweibigen, unterständigen) Blüte weicht am wenigsten von den gewöhnlichen Sprossformen ab; sie ist ungefähr kegel- oder halbkugelförmig, nicht oder nur wenig seitlich verbreitert; in der Regel ist sie also nur wenig oder gar nicht dicker als der Stiel (Figg. 504*H*, 505 [Ranunkel], Fig. 491). Die Blätter sitzen durchaus übereinander in der natürlichen Reihenfolge; der Stempel steht nur oben

auf schmaler Basis (er ist „frei"): der Fruchtknoten ist oberständig. — In der perigynen Blüte nimmt der Blütenboden Scheiben-, Schalen- oder Krugform an (Fragaria, Potentilla, Prunus, Rosa). Dieser erweiterte Achsenteil heisst Kelchröhre, welche also auf ihrem Rande Perianth und Staubgefässe trägt, während der Stempel ihrer Basis oder Mitte aufsitzt (Figg. 504 *P*, 506). Die Kelchblätter sind am Grunde breit und werden

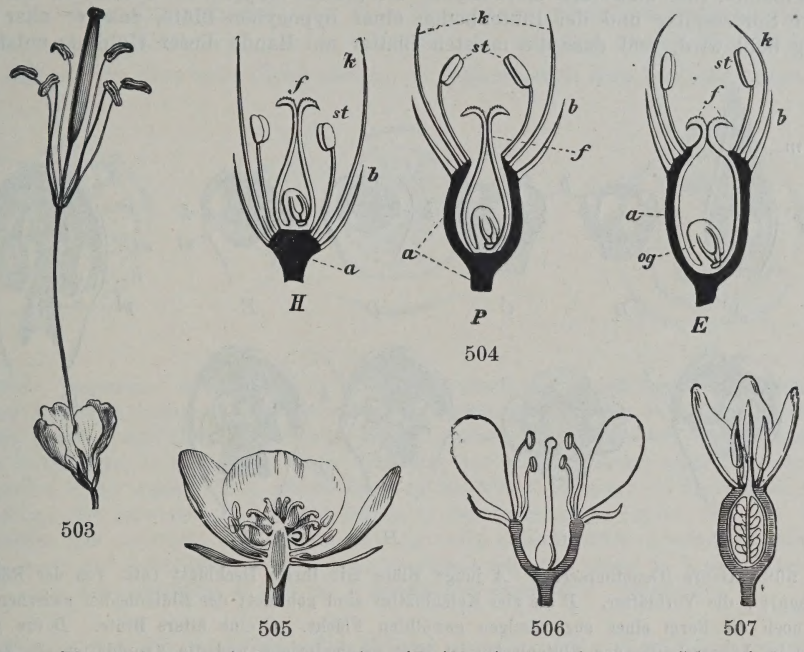


Fig. 503. Blüte mit gestreckten Internodien (Baillon). — Fig. 504. Schematische Darstellung von Blüten mit hypogynem *(H)*, perigynem *(P)* und epigynem *(E)* Perianth; der Blütenboden *a* ist schwarz, die Blätter sind weiss gehalten; *b* der Kelch; *k* die Krone; *st* Staubblätter; *f* Fruchtblätter; *og* Samenanlage. — Fig. 505. Hypogynes Perianth. — Fig. 506. Perigynes Perianth. — Fig. 507. Epigynes Perianth.

nach oben allmählich schmaler. — Manchmal ist die Kelchröhre so dünn, dass sie nur eine durch Verwachsung entstandene Blattbildung zu sein scheint und schwierig von einer solchen zu trennen ist.

Wenn das Perianth epigyn ist, so sitzt es mit den Staubgefässen scheinbar oben auf dem unterständigen Fruchtknoten (Fig. 504 *E*; 507), da der, wie bei den perigynen hohle Blütenboden hier mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Die Kelchblätter sind am breitesten am Grunde, oft aber sehr klein und schmal. Der freie Teil des Stempels ist sehr klein, meist auf Griffel und Narbe beschränkt (Fig. 507).

Wenn ein Teil des Fruchtknotens selbst frei über die Kelchröhre hervorragt, so heisst der Fruchtknoten halbunterständig. Nicht immer entspringen die Fruchtblätter in der epigynen Blüte ganz oben am Rande der Kelchröhre; manchmal ragt ein freier Teil dieses letzteren über den Fruchtknoten hervor, z. B. bei mehreren Arten der Oenotheraceen und Pomaceen.

Besonders deutlich zeigen z. B. die Cactusblüten, dass die äussere Partie des Fruchtknotens einer epigynen Blüte von der Blütenachse gebildet wird: wir kennen Arten, deren Fruchtknoten mit Blättern besetzt sind; ähnlich bei Nymphaea.

Fig. 508 samt Erklärung gibt ein Beispiel für die Entstehung einer Blüte mit epigynem Perianth; sie zeigt, besonders im Vergleich mit Fig. 49, S. 32, dass der Blütenboden hier allerdings ursprünglich die gleiche Kuppelform besitzt wie die vegetative Sprossspitze und der Blütenboden einer hypogynen Blüte, dass er aber frühzeitig hohl wird, und dass die meisten Blätter am Rande dieser Höhlung entstehen.

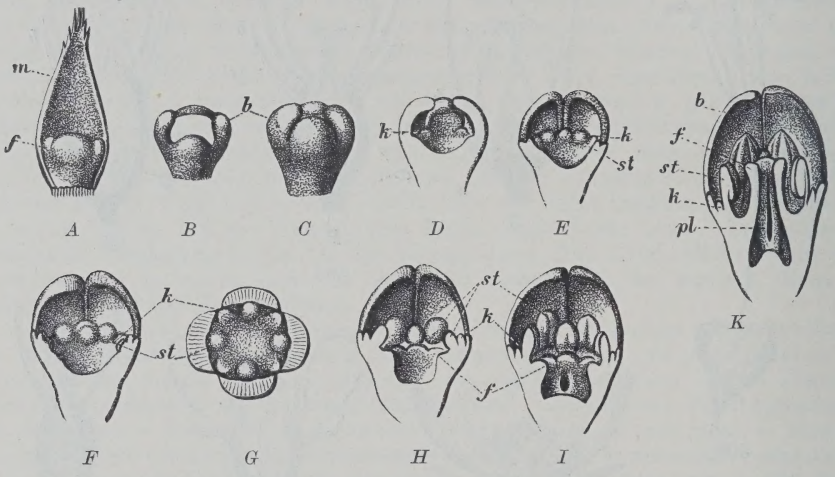


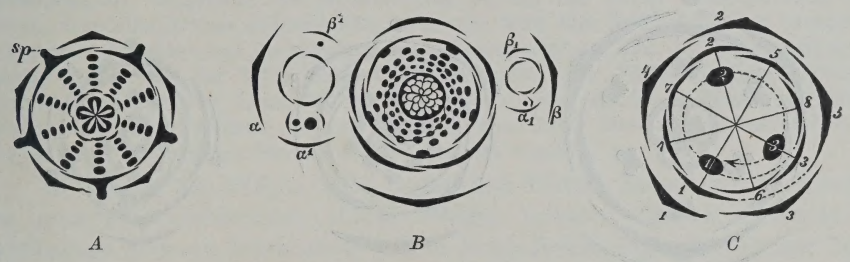
Fig. 508. Gaura (Oenotheraceae). *A* junge Blüte mit ihrem Deckblatt (also von der Rückseite gesehen); *f* die Vorblätter. *B* die vier Kelchblätter sind gebildet; der Blütenboden zwischen ihnen hat noch die Form einer ebenmässigen gewölbten Fläche. *C* eine ältere Blüte. *D* die gleiche Blüte im Längsschnitt; der Blütenboden ist jetzt schalenförmig, und die Kronblätter, *k*, kommen auf seinem Rande zum Vorschein. *E* eine noch ältere Blüte im Längsschnitt; der erste Staubfadenkreis, *st*, wird sichtbar. *F* noch älteres Stadium; der zweite Staubfadenkreis tritt auf. *G* die gleiche Blüte von oben gesehen; die Kelchblätter sind abgeschnitten. *H* die Fruchtblätter, *f*, beginnen sich auf dem Rande des hohlen Blütenbodens zu zeigen. *I* die Placenten erscheinen an den inneren Flanken des Blütenbodens; die Kronblätter sind noch sehr klein. *K* die Kronblätter auf der gleichen Entwicklungsstufe, die Staubblätter (Antheren) dagegen sind bereits weiter vorgeschritten; das Filament wird bereits gebildet, und die Placenten haben schon soweit an Grösse zugenommen, dass der Fruchtknoten auf weiteren Stufen der Entwicklung bald vierfächerig wird und die Samenanlagen zur Ausbildung gelangen. (Payer.)

328. Zahl und Blattstellung der Blüte. Auch in den Zahlen- und Stellungsverhältnissen ihrer Blätter weicht die Blüte wesentlich vom vegetativen Spross ab.

Die Blätter der Blüte stehen entweder in einer Spirale oder in Quirlen (Kreisen, Wirteln, Cyklen). In verhältnissmässig wenig Blüten werden alle Blätter in einer fortgesetzten Spirallinie angelegt, gelegentlich ohne bestimmte Zahl: acyklische[1]) (spiralige) Blüten, z. B. die männlichen Blüten der

[1]) α-privativum und κύκλος Kreis.

Coniferen, mehrere Ranunculaceen (Fig. 509 *C*). Die häufigste Erscheinung ist die, dass alle Blätter in Quirlen von bestimmter Zahl stehen und dass die Quirle miteinander abwechseln: eucyklische [1]) (cyklische, wirtelig gebaute) Blüten (Fig. 509 *A*, 510). Die Blätter jedes einzelnen Quirls oder Kreises werden in der Regel, jedenfalls in radiären Blüten, gleichzeitig angelegt; doch ist zu bemerken, dass der äussere Kreis gewöhnlich eine Ausnahme macht und eigentlich eine zusammengezogene Spirale darstellt; seine Blätter werden in einer Spirale angelegt (vergl. Fig. 49 S. 32, Fig. 62), da sie aber sehr dicht stehen, so nähert sich ihre Stellung ganz der



A *B* *C*

Fig. 509. Diagramme: *A* einer eucyklischen Blüte (Aquilegia); *sp* die Sporne der Kronblätter. *B* einer hemicyklischen Blüte (Ranunculus acer), verbunden mit dem Diagramm des Blütenstandes; α und β sind die beiden Vorblätter der Hauptblüte; α'—β' und α_1—β_1 die Vorblätter der beiden Seitenblüten; in den Achseln dieser Vorblätter sind wiederum Blüten angedeutet, und zwar die grössere in der Achsel von α, wo die Cyma in den Wickel übergeht; die Ungleichheit in der Entwicklung der Schwesterachsen kommt bereits in der verschiedenen Grösse der zwei ersten Seitenblüten zum Ausdruck. *c* Diagramm einer spiralig gebauten Blüte (Adonis); die äussersten Blätter 1—5 sind Kelchblätter in $^2/_5$ Spirale; die Spirale setzt sich darauf in $^3/_8$ Spirale fort (mit 8 Kronblättern; es sind nur 3 Staubblätter angedeutet). (Eichler.)

Kreisform, und die nachfolgenden Blätter werden dann tatsächlich in einem Kreise angelegt, welcher mit den äusseren alterniert. So werden die Kelchblätter in fünfzähligen Blüten gewöhnlich in einer Spirale, die Kronblätter aber im echten Quirl und mit den Kelchblättern alternierend angelegt. Oft gibt die relative Grösse der Kelchblätter die Reihenfolge ihrer Entstehung an, und im fünfzähligen Kelch gilt das gleiche oft auch für die Knospendeckung (die „quincunxiale" Knospendeckung Fig. 509 *C*, 511).

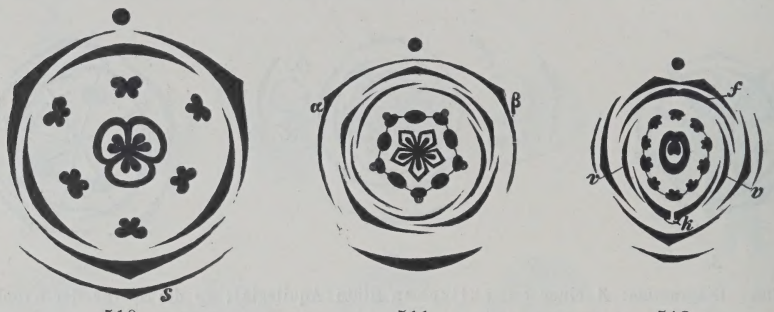
Hemicyklisch [2]) heissen Blüten, bei welchen einige Blätter, z. B. die Kronblätter, cyklisch, andere (meist Staub- und Fruchtblätter) spiralig angeordnet sind, z. B. Ranunculus und andere Ranunculaceen (Fig. 509 *B*).

In cyklischen Blüten findet man in der Regel gleiche Zahlen in den Perianth- und Staubblattkreisen, während die Fruchtblätter sehr oft in geringerer Anzahl vorhanden sind, offenbar teils weil sie selbst größer sind als die genannten Blätter, teils weil der für sie zur Verfügung stehende Raum in der Mitte der Blüte im Ganzen geringer ist; die meisten Sympetalen beispielsweise haben in Kelch, Krone und Staubblättern die Fünfzahl, aber nur zwei Fruchtblätter; sehr oft sind zwei Staubblattkreise vorhanden

[1]) εὖ gut, gut entwickelt.
[2]) ἥμι halb; κύκλος Kreis.

(doppelt so viele als Kronblätter): diplostemone Blüte[1]). Der Typus der Monokotylen z. B. ist: 3 + 3 Perianthblätter, 3 + 3 Staubblätter und drei Fruchtblätter (Fig. 510); viele Dikotylen wie Leguminosen, Caryophyllaceen, Saxifragineen u. a. haben 10 Staubblätter in einer fünfzähligen Blüte (Fig. 511).

Andere Blüten sind obdiplostemon, d. h. sie haben zwar ebenfalls zwei Kreise von Staubblättern, doch wird der zuletzt gebildete Kreis, der vor der Krone steht, ausserhalb des ersten angelegt, worauf die Frucht-



510 511 512

Fig 510. Das gewöhnliche Diagramm der Monokotylen (5 dreizählige Quirle in regelmässigem Wechsel). — Fig. 511. Diagramm einer obdiplostemonen Blüte (Oxalis Acetosella); α—β sind die hinten verwachsenen Vorblätter. — Fig. 512. Median monosymmetrische Blüte der Pferdebohne (Faba vulgaris). (Eichler.)

blätter, wenn sie in gleicher Zahl wie jene auftreten, häufig ebenfalls diesem Kreise gegenüber angelegt werden (Fig. 511), so dass hier also kein regelmässiger Wechsel die ganze Blüte beherrscht. — Die Erklärung für diese eigentümlichen, dabei aber ziemlich gewöhnlichen, (z. B. bei Erica und Verwandten, Oxalidaceen und Verwandten, Crassulaceen, vielen Caryophyllaceen und Oenotheraceen) auftretenden Verhältnisse ist viel umstritten worden. Wir müssen die obdiplostemone Blüte von der diplostemonen Blüte ableiten; Obdiplostemonie kommt vermutlich so zu Stande, dass die Kronenstaubblätter infolge besonderer Eigentümlichkeit im Wachstum des Blütenbodens ausserhalb der Kelchstaubblätter besser Platz finden als innerhalb dieser letzteren und daher nach ausserhalb dieser „verschoben" werden, wodurch dann wieder die Fruchtblätter den günstigsten Platz vor den Zwischenräumen der Kelchstaubblätter finden.

328a. Diagramme. Zeichnen wir die Blätter einer Blüte schematisch in ihren gegenseitigen Stellungsverhältnissen auf, so dass die untersten Blätter zu äusserst, die obersten ganz innen um die Blütenachse als Centrum stehen, so erhält man das Diagramm der Blüte (Fig. 509—515). Dieses Diagramm wird zur Tragachse der Blüte, welche in den Figuren 510—515 als schwarzer Punkt erscheint, und zum Deckblatt (*s* in Fig. 510) orientiert, das heisst: die einzelnen Teile der Blüte werden in der Stellung wiedergegeben, welche sie zu diesen einnehmen; die Stellung der Blätter der Blüte selbst hängt von der Zahl und Stellung der auf ihrer Achse vorausgehenden Hochblätter

[1]) διπλοῦς doppelt; στήμων Stab.

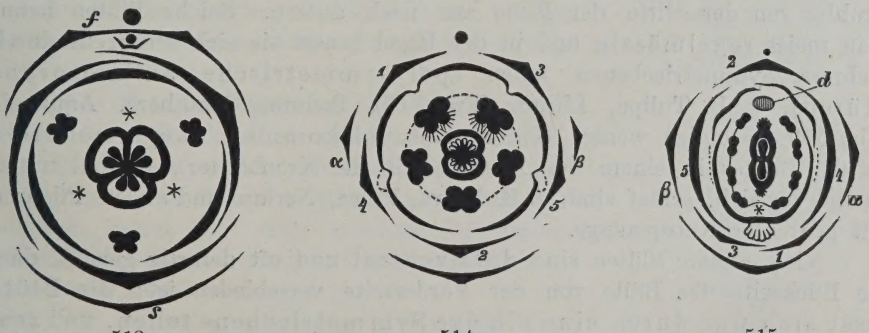
ab. Die Ebene, welche sich durch die Achse der Blüte selbst, ihre Tragachse und ihr Deckblatt legen lässt, heisst die Medianebene.

328b. Fehlschlagen (Abortus). Wenn in einer cyklischen Blüte ein Quirl eine andere Zahl aufweist als die übrigen Quirle, so beruht das oft auf Fehlschlagen (ausgenommen davon ist das Gynöceum). — Der Typus der Scrophulariaceen beispielsweise ist eine fünfzählige Blüte mit 5 Staubgefässen (und 2 Fruchtblättern); dieser Typus ist bei Verbascum verwirklicht, bei zahlreichen anderen Gattungen aber ist das hinterste Staubblatt reduciert (ein „Staminodium") oder sogar im Zusammenhang mit dem unregelmässigeren Bau der Blüten vollständig verschwunden. Bei den Labiaten fehlt das hinterste Staubblatt stets. Das in Fig. 510 wiedergegebene Diagramm der Monokotylen ist bei Iris durch Unterdrückung des inneren Staubblattkreises reduciert (Fig. 513) und wird zum Beispiel bei den Orchideen (mit einem, seltener zwei Staubgefässen) im Zusammenhang mit der grossen Unregelmässigkeit im Bau der Blüte noch weiter reduciert. Die Blattstellungsverhältnisse, manchmal auch sterile Staubblätter (Staminodien) oder andere rudimentäre Blätter gestatten uns dann Schlüsse auf den ursprünglichen Bau. Honig absondernde Drüsen sind häufig irrtümlich als Staminodien angesehen worden.

In vielen männlichen oder weiblichen Blüten finden wir Rudimente des anderen Geschlechtes; solche Blüten müssen wir als reducierte zwitterige Blüten betrachten, welche durch Fehlschlagen bestimmter Teile entstanden sind; sie sind also sekundäre Typen. Jedenfalls gibt es aber auch eine ursprüngliche Trennung der Geschlechter, z. B. bei den Cycadeen und den Coniferen. Dass rudimentäre Organe von vollkommener entwickelten Organen abstammen, ist einer der wichtigsten Sätze der Abstammungslehre, welcher für Pflanzen ebenso gut gilt wie für Tiere.

Ebenso müssen wir annehmen, dass „nackte" Blüten in vielen Fällen aus Perianth tragenden durch Verlust des Perianth hervorgegangen sind (z. B. Cyperaceen); in anderen Fällen dagegen sind sie wohl von vornherein nackt (z. B. Nadelhölzer und vielleicht die Weide).

328c. Vorblätter. Am Blütenstiel stehen oft ein einzelnes (besonders bei den Monokotylen) oder auch zwei (besonders bei den Dikotylen), seltener



513 514 515

Fig. 513. Diagramm von Iris; *s* das Deckblatt; *f* das Vorblatt. Das nach vorn gestellte Perigonblatt (im äusseren Quirl) ist das zuerst gebildete. — Fig. 514. Diagramm von Lobelia; die Kelchblätter entwickeln sich in der Reihenfolge ihrer Numerierung. — Fig. 515. Diagramm von Polygala. (Eichler.)

mehrere, kleine Blätter; sie heissen Vorblätter der Blüte (α und β in den Diagrammen, Fig. 509, 511, 514, 515, f in Fig. 513). Sie können steril bleiben oder aber es kann aus jeder Achsel eine neue Blüte entspringen, so dass cymöse Blütenstände entstehen (s. § 332).

Die Blätter der Blüte setzen in bestimmter Weise die durch die Vorblätter eingeführte Blattstellung fort (Anschluss der Blüte an diese und an das Deckblatt). Ist nur ein einziges Vorblatt vorhanden und steht dieses median nach hinten, so kommt das erste Perigonblatt in der 3-zähligen Blüte nach vorn in die Medianlinie, und die beiden nächsten 120^0 von diesem zu stehen (Fig. 513). Führt dagegen eine 5-zählige Blüte zwei Vorblätter, so stehen diese rechts und links, so dass das erste Perigonblatt (Kelchblatt) beinahe stets schräg gegenüber dem letzten Vorblatt an der Vorderseite der Blüte zu stehen kommt, worauf das zweite Perigonblatt nach hinten in der Medianlinie, und die drei anderen mit der Divergenz $^2/_5$ folgen (Fig. 509 *B*, 511, 515). — Selten steht das erste Perigonblatt schräg nach hinten und das zweite folgt in der Medianlinie nach vorn: die sog. „Lobelia-Stellung" (bei den Lobeliaceen, Fig. 514, und den Rhododendren). Die Papilionaceen haben eine ähnliche Stellung (Fig. 512); das in der Medianlinie liegende Kelchblatt wendet sich nach vorn, doch beruht das darauf, dass das zuerst gebildete Kelchblatt nach vorn in der Medianebene liegt. — Sind die Blüten 4-zählig oder 2-zählig, und sind zwei Vorblätter vorhanden, so stehen die zuerst gebildeten Blätter der Blüte in der Medianlinie, also mit jenen abwechselnd, und die nächsten transversal (Urtica, Cruciferen).

Bei vielen Blüten fehlen die Vorblätter. Entweder sind diese fehlgeschlagen (in ihrer Entwicklung unterdrückt), was man daran erkennt, dass die Kelchblätter so stehen, als ob Vorblätter vorhanden seien (und in vielen Fällen lassen sich die Vorblätter auch wirklich nachweisen, z. B. in missbildeten Blüten oder auf sehr frühzeitigen Entwicklungsstufen der Blüten oder auch bei sehr nahe verwandten Gattungen), oder die Vorblätter gehören überhaupt nicht zum Bauplan der Blüte, was daraus hervorgeht, dass die beiden ersten Perianthblätter an der Stelle der Vorblätter (seitenständig) stehen und dass sich die weiteren Blätter daran anschliessen (Primula).

329. Symmetrieverhältnisse der Blüte. Viele Blüten sind radiär oder sternförmig gebaut, d. h. alle Blätter jedes einzelnen Quirls sind gleichmässig ausgebildet, und gehen mit gleichen Zwischenräumen von einander strahlig von der Mitte der Blüte aus nach aussen. Solche Blüten nennt man meist regelmässig und in der Regel lassen sie sich senkrecht durch mehrere Symmetrieebenen teilen (polysymmetrische, actinomorphe Blüten), z. B. Tulipa, Lilium (Fig. 510), Sedum, Oenothera, Aquilegia (Fig. 509 *A*); einige wenige Blüten sind vollkommen unsymmetrisch, da die Blätter in einem der Kreise (z. B. die Kronblätter), obwohl untereinander gleich, schief sind, z. B. Malva, Vinca, Nerium und andere Pflanzen mit gedrehter Knospenlage.

Viele andere Blüten sind dorsiventral und oft derartig gebaut, dass die Rückseite der Blüte von der Vorderseite verschieden ist; die Blüte lässt sich nur durch eine einzige Symmetrieebene teilen, und zwar geht diese Symmetrieebene durch die Medianebene (sie sind einfach symmetrisch, monosymmetrisch, unregelmässig, zygomorph; Fig. 512, 515). In wenigen Fällen ist die linke Seite von der rechten verschieden (asymmetrische Blüte) oder die Symmetrieebene liegt ganz schief; in diesen

Fällen aber dreht sich entweder der Blütenstiel derart, dass die Symmetrieebene dennoch ungefähr senkrecht zu stehen kommt (Fumaria, Corydalis u. a.), oder die Symmetrie der Blüte steht im Zusammenhang mit der Symmetrie im ganzen Blütenstande, zu welchem sie gehört, z. B. Rosskastanie.

In den zygomorphen Blüten sind oft bestimmte Blätter völlig oder teilweise unterdrückt (s. S. 535), und wenn gerade die Vorderseite in einem Quirl besonders kräftig entwickelt ist, so gelangt in dem folgenden Quirl oft gerade die Rückseite zu stärkerer Herausbildung, z. B. bei den Orchideen, bei denen die Lippe sich nach der einen Seite, die Columella und das fruchtbare Staubgefäss nach der andern Seite wenden. Oft kommen dadurch ein Gegensatz zwischen einer Oberlippe und einer Unterlippe im Perianth sowie andere Verschiedenheiten, welche in naher Beziehung zum Insektenbesuch der Blüten stehen (lippenförmige, maskierte oder verlarvte, zungenförmige Blumenkrone), zu Stande. Der Zygomorphismus zeigt sich namentlich in der Krone und im Androeceum, indem diese sich in bestimmter Weise zu dem anfliegenden Insekt einstellen. Die auf Windbestäubung eingerichteten Blüten sind selten dorsiventral.

Am Rande vieler dichterer Blütenstände kommen oft stark dorsiventrale Blüten vor, und zwar entwickelt sich die Aussenseite der Krone stärker als der Rest der Blüte. Sie dienen dazu, den ganzen Blütenstand auffälliger zu machen, stehen aber nicht in direktem Zusammenhang mit dem Insektenbesuch (Iberis, Compositen, Heracleum u. a.).

Die meisten dorsiventralen Blüten sind in ihrer Anlage radiär und werden erst nach und nach während ihrer Entwicklung durch Einwirkung äusserer Kräfte, z. B. besonders der Schwerkraft und des Lichtes, dorsiventral. Während endständige Blüten immer radiär sind, zeigen viele seitenständige Blüten dorsiventralen Bau. Wenn indessen gelegentlich Endblüten in Blütenständen mit zygomorphen seitenständigen Blüten vorkommen, so werden diese Endblüten zu Pelorien, d. h. polysymmetrisch (actinomorph).

Vollkommen asymmetrisch sind nur wenige Blüten, z. B. Baldrian, Rittersporn (Delphinium), Canna (Fig. 516).

330. Metamorphose in der Blüte. Dass Kelch, Krone, Staubgefässe und Stempel sämtlich aus eigentümlich metamorphosierten Blättern gebildet sind, und dass die Blüte, im Ganzen genommen, einen für eine besondere Funktion umgebildeten Spross darstellt, lässt sich mit verschiedenen Beweisen belegen:

a) Wir finden gleichmässige Übergänge von Laubblättern zu den Perianthblättern (z. B. bei Paeonia, Rosa, deren Kelchblätter aus der fiederschnittigen Form in die ganzrandige übergehen), von Kelch- zu Kron-

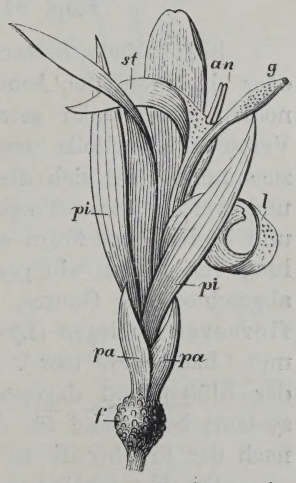


Fig. 516. Blüte ohne Symmetrieebene (Canna). (Eichler.)

blättern (z. B. Cactus, Camellia, Nymphaea) oder von Krone zu Staubblättern (z. B. Nymphaeae).

b) Weitere Beweise liefern Missbildungen wie Durchwachsungen, bei welchen der Blütenboden weiterwächst und neue Blätter oberhalb der Blüte bildet, sowie die Erscheinung der Chloranthie oder Vergrünung, d. h. der vollständigen oder unvollständigen Umbildung von Blütenblättern zu grünen, mehr oder weniger laubblattähnlichen Organen, durch welche häufig die einzelnen Fruchtblätter, wenn der Stempel aus mehreren Blättern zusammengesetzt ist, von einander getrennt werden. Hierzu lassen sich auch die besonders durch Kultur entstandenen gefüllten Blüten rechnen, in welchen die Anzahl der Kronblätter, meist auf Kosten der Staubblätter, erhöht wird. Besonders zu erwähnen sind z. B. die gelegentlich beim Mohn (Papaver) vorkommenden Übergangsformen zwischen Staubblättern und Fruchtblättern, oder die gelegentlich beim Hauswurz (Sempervivum) auftretenden Blätter, welche teils Samenanlagen, teils Pollensäcke tragen.

c) Die Entwicklungsgeschichte (Ontogenese) zeigt, dass die einzelnen Teile der Blüte an ihrer Achse ganz wie alle anderen quirl- oder spiralständigen Blätter entstehen (Fig. 49, 62, 508).

d) Die experimentelle Morphologie, durch welche bewiesen wird, dass die Formen der Pflanze vielfach von äusseren Kräften abhängig sind und sehr plastisch sind (Versuche von Knight, Vöchting, Goebel, Klebs).

Hier sei auch daran erinnert, dass die Blätter in allen verwachsenen Teilen getrennt angelegt werden, wie wir auf S. 526 für das Perianth gesehen haben, und erst später vereint wachsen, und dass die freien Teile (Zähne, Zipfel, Griffel, Narbenlappen an ihrer Spitze gerade die ältesten, nicht miteinander verwachsenen Teile darstellen.

Kap. 51. Blütenstände (Infloreszenzen).

331. Viele Blüten sitzen endständig an Laubsprossen (Tulpe usw.) oder einzeln in den Achseln der Laubblätter und durch langgestreckte Inter-)nodien voneinander getrennt (Anagallis arvensis, Lysimachia nummularia, Veronica hederifolia usw.). Drängen sich aber die Blüten dadurch enger zusammen, dass sich die Internodien zwischen ihren Tragblättern verkürzen, und werden diese Tragblätter zu Hochblättern, d. h. werden sie kleiner und in Bau und Form einfacher als die Laubblätter, so bildet diese Sammlung von Blüten ein gegenüber dem Ernährungssystem mehr oder weniger abgeschlossenes Ganzes, das wir mit dem Namen Blütenstand oder Infloreszenz belegen (Lysimachia vulgaris und thyrsiflora, Veronica officinalis und Chamaedrys usw.). Die Blüte ist ein unverzweigter einachsiger Spross, der Blütenstand dagegen ein verzweigtes (zwei- bis mehrachsiges) Sprosssystem; beide sind für die Zwecke der Fortpflanzung zugerichtet und gehen nach der Fruchtreife zu Grunde.

Die Hochblätter weichen von den Laubblättern, abgesehen von dem bereits erwähnten, auch darin ab, dass sie gewöhnlich ungestielt sind;

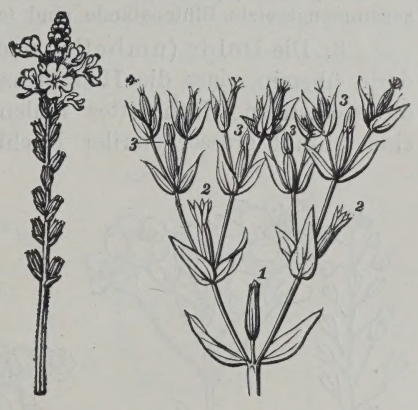
manchmal sind sie auch anders gefärbt (Arten von Salvia, Melampyrum, Acanthaceen, Bromeliaceen usw.) — Sie ähneln insofern den Niederblättern, als sie ebenfalls Hemmungsbildungen sind und oft aus dem Blattgrunde hervorgehen (s. S. 55), z. B. Rosa (Fig. 83 S. 55), Fenchel (Fig. 73; 5 verglichen mit 3 und 4) und die Gräser, deren Spelzen dem Scheidenteil und deren Grannen der Blattspreite entsprechen. Immerhin unterscheiden sie sich von den Niederblättern durch den schmaleren Grund; sie sind meist dünner und gehen früher zu Grunde.

Die auf S. 535 erwähnten Vorblätter gehören zu den Hochblättern.

332. Verschiedene Formen von einfachen Blütenständen. Je nach der Art der Verzweigung und der Reihenfolge des Aufblühens sowie der Länge der Internodien lassen sich fünf verschiedene Hauptformen von einfachen Blütenständen aufstellen, nämlich Traube, Ähre, Dolde, Köpfchen und Trugdolde, welche sich unter zwei Typen einreihen lassen (A botrytische oder racemöse, und B brachiale oder cymöse Blütenstände).

A. In Blütenständen mit ansteigender Entwicklung (racemösen botrytischen Blütenständen) ist meist keine endständige Blüte vorhanden, die seitenständigen Blüten aber treten in unbestimmter, gewöhnlich grösserer Anzahl auf, welche zum Teil von der Üppigkeit des ganzen Blütenstandes abhängt; sie werden in aufsteigender (akropetaler) Reihenfolge angelegt, d. h. zuerst die unterste, dann aufeinanderfolgend die höher stehenden (Fig. 517) und blühen in gleicher Folge auf.

B. Die cymösen Blütenstände haben in der Regel eine endständige Blüte, und die Seitenblüten an jeder Achse treten in kleinerer, aber bestimmter Zahl (meist 1—2) auf; die Endblüte öffnet sich zuerst, dann erst die Seitenblüten (in absteigender oder basipetaler Entwicklungsfolge) (Fig. 518). Die cymösen Blütenstände sind sehr verbreitet; zum Teil steht diese Erscheinung in Zusammenhang damit, dass die Blüten meist ein bis zwei Vorblätter besitzen und dass aus den Achseln dieser letzteren die Seitensporne hervorgehen.



517 518

Fig. 517. Ähre (Verbena). — Fig. 518. Dichasium von Erythraea, 1, 2, 3, 4 bezeichnen die Reihenfolge der Sprossgenerationen.

Zu den Blütenständen mit aufsteigender Entwicklung gehören 4 Formen und zwar Traube, Ähre, Dolde und Köpfchen, welche wir folgendermassen gruppieren können:

	Lange (walzenförmige) Hauptachse	Kurze (kegel- oder scheibenförmige) Hauptachse
Gestielte Blüten	1. Traube	3. Dolde
Sitzende (oder sehr kurz gestielte) Blüten	2. Ähre	4. Köpfchen

1. Die Traube (racemus) ist ein langer Blütenstand mit gestielten Blüten (Fig. 519 *A*). In der Regel wird jede Blüte durch ein Hochblatt gestützt. (Ribes, Veronica Chamaedrys, Reseda, Hyacinthe, Linaria.) — Trauben mit endständiger Blüte, welch letztere in der Regel später als die untersten, aber vor den obersten Seitenblüten aufblüht, haben: Menyanthes trifoliata, Berberis, Monotropa, Actaea spicata u. a. Bei Linaria und Digitalis tritt manchmal eine Endblüte auf und zwar in Verbindung mit Pelorienbildung. — Der Ebenstrauss (Corymbus, Schirmtraube, Trugdolde) ist eine Traube, deren Blüten sämtlich in eine Doldenfläche zu stehen kommen, da ihre Stiele um so länger sind, je tiefer unten sie am Hauptstiel sitzen (die Traube der Cruciferen im obersten blühenden Teil, besonders z. B. Iberis, Prunus Mahaleb (Fig. 519 *B*) usw.

2. Die Ähre (spica) ist ein langgestreckter Blütenstand mit sitzenden Blüten (Plantago, die Ährchen der Gräser und Halbgräser).

Der Kolben (spadix) ist eine Ährenform mit mehr oder weniger fleischigem Stiel, in welchem die Blüten manchmal eingesenkt sind. Ein mächtiges Hochblatt, die Blütenscheide (spatha) umschliesst häufig den Kolben (Araceen, Palmen und andere Kolbenblütige [Spadicifloren] usw.). — Das Kätzchen (amentum) ist eine Ähre oder eine Traube, welche nach dem Verblühen als Ganzes abfällt: seine Blüten sind klein und ziemlich unvollständig, sie sind eingeschlechtig und nackt oder besitzen nur ein einfaches Perigon; die Hochblätter übernehmen oft die schützende Rolle des Perigons, z. B. bei den Cupuliferen, Betulaceen, Salicaceen und anderen Kätzchenblütigen (Julifloren). Es muss immerhin bemerkt werden, dass die meisten Kätzchen zusammengesetzte Blütenstände sind (cymöse Blütenstände in Ähren oder Trauben).

3. Die Dolde (umbella) und 4. das Köpfchen (capitulum) stimmen darin überein, dass die Hauptachse kurz ist, dass die innersten Blüten oft die stützenden Hochblätter fehlen und dass an der Basis (d. h. aussen) eine Anzahl grosser steriler Hochblätter sitzt (d. h. Blätter, welche keine

519 520 521

Fig. 519. *A* Traube (Capsella). *B* Corymbus oder Ebenstrauss (Prunus Mahaleb). — Fig. 520. Dolde der Schlüsselblume (Primula officinalis); verkleinert. — Fig. 521. Köpfchen von Calendula, Längsschnitt. (Baillon u. a.).

Blüten stützen), das sog. Involucrum (Hülle, Hüllkelch). Das Involucrum kann besonders gefärbt sein, z. B. bei Astrantia; im allgemeinen aber besteht seine Rolle darin, Blüten oder Früchte ebenso zu schützen, wie es der Kelch in der einzelnen Blüte tut. Da der Kelch auf diese Weise mehr oder weniger entbehrlich geworden ist, so wird er oft stark reduciert, oder

vollkommen unterdrückt (Compositen und Umbelliferen). Die Dolde und noch mehr das Köpfchen treten in weit höherem Grade als andere Blütenstände als Einheiten höherer Ordnung, zusammegesetzte Blüten („flores compositi") auf, in welchen die einzelnen Blüten je nach der Stelle, die sie einnehmen, verschieden ausgebildet werden; ganz besonders gilt das für die äussersten (untersten) Blüten, welche häufig stark zygomorph (monosymmetrisch) sind, während die übrigen radiär gebaut sind. Der ganze Blütenstand macht dann den Eindruck einer einzigen radiären, polysymmetrischen Blüte. Auch dass die Blüten der Peripherie und der Mitte verschiedenen Geschlechtes sind, ist nicht selten. Viele Köpfchen verhalten sich auch hinsichtlich der Schlafbewegung wie einfache Blüten (Fig. 419 S. 437). Die Dolde hat gestielte, das Köpfchen sitzende Blüten. — Eine Dolde besitzen z. B. die Doldenblütigen (Umbelliferen), Epheu (Hedera), Primula (Fig. 520). Köpfchen haben z. B. die Korbblütigen (Compositen) (Fig. 521), die Dipsaceen, unter den Doldenblütigen Eryngium und Sanicula. Blütenkopf heisst ein ungefähr kugelrunder oder kurz eiförmiger Blütenstand, welchem die Hülle des echten Köpfchens fehlt und welcher im übrigen kurz gestielte oder sitzende Blüten haben kann (Trifolium u. a.).

Durchwachsung von Blütenständen. Einige wenige Blutenstände schliessen ihr Spitzenwachstum nicht ab, sondern bilden oberhalb der Blüte noch einen vegetativen Spross (Ananas, Eucomis, Callistemon usw.).

Der cymöse (trugdoldenförmige) Blütenstand (cyma) tritt ebenfalls unter verschiedenen Formen auf, namentlich unter den folgenden welche sich in der Zahl der Seitenblüten voneinander unterscheiden.

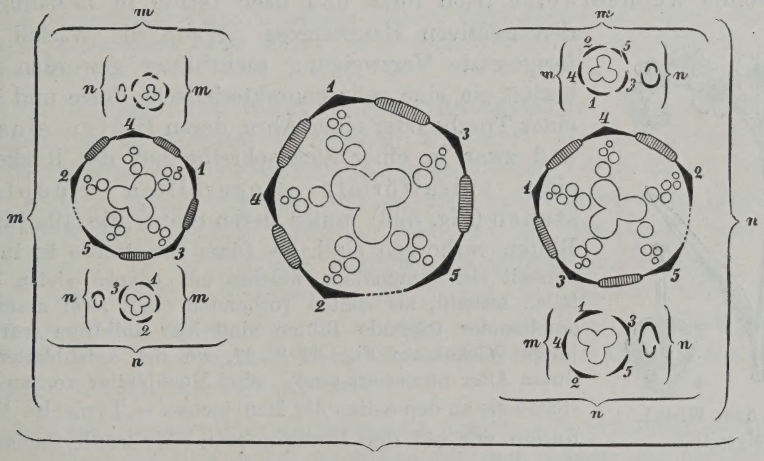


Fig. 522. Diagramm des Blütenstandes von Euphorbia. (E. Warming.)

1. Das Dichasium. Jede relative Hauptachse hat zwei einander gerade gegenüberstehende Seitenachsen, welche gewöhnlich einander antidrom (gegenläufig) sind. Das zweite Vorblatt stützt gewöhnlich die stärkst entwickelte (geförderte) Knospe, welche zur Tragachse antidrom ist. (Beispiele: Cerastium, Erythraea (Fig. 518), Euphorbia (Fig. 522), wenn von der Beschaffenheit des „Cyathium" abgesehen wird) usw.

Das Diagramm eines Dichasiums sehen wir in Fig. 522 bei Euphorbia; (dass die Verhältnisse hier durch Bildung der merkwürdigen, kleinen cymösen Blütenstände, der sog. Cyathien kompliziert werden, ist gleichgültig, wenn wir an ihre Stelle echte Blüten setzen). In der Mitte steht eine Blüte (Cyathium), deren Blätter mit 1 bis 5 bezeichnet sind (linksläufige Spirale). Jedes ihrer beiden Vorblätter *m* und *n* stützt eine Blüte, von welchen aber die vom zweiten Vorblatt *n* gestützte Blüte die kräftigere ist. Ebenso sind die zwei Blüten untereinander antidrom, und zwar ist die vom zweiten Vorblatt, *n*, gestützte der Tragachse antidrom, während die vom ersten Vorblatt gestützte Blüte mit der Tragachse homodrom ist (in dem hier wiedergegebenen Fall ist die *n*-Blüte erster Ordnung nach rechtsläufige Spirale, die *m*-Seitenblüte erster Ordnung nach linksläufige Spirale wie das grosse mittelständige Cyathium gebaut). Diese Art der Verzweigung wird dann weiter fortgesetzt.

Die Mittelblüte z. B. schlägt im weiblichen Blütenstand der Buche und bei Lonicera-Arten fehl. — Die cymöse Dolde (Pleiochasium) hat mehr als zwei in falschem oder echtem Kreise gestellte Seitenachsen an jeder Hauptachse, z. B. Sambucus nigra, Viburnum, Euphorbia helioscopia (in der 5-zähligen ersten Verzweigung; später wird daraus durch Verarmung ein Dichasium) usw.

2. Monochasien heissen Cymen, welche nur eine einzige Seitenachse an jeder relativen Hauptachse besitzen. Wenn der Unterschied in der Entwicklung, welche man an zwei Schwesterblumen in einem gewöhnlichen Dichasium (Fig. 522) wahrnimmt, so weit geht, dass die eine Blüte vollkommen unterdrückt wird, so geht daraus ein Monochasium hervor; entwickelt sich, wie bei den letzten Verzweigungen in Fig. 522, ausschliesslich die der Tragachse antidrome Blüte (gestützt vom zweiten Vorblatt), so entsteht die Wickel (Cincinnus). Die gebildeten Triebe stehen infolge der Antidromie wechselweise nach links und nach rechts in Beziehung auf den relativen Hauptspross. Wenn die Wickel durch fortgesetzte Verzweigung mehrblütig geworden ist, so besitzt sie eine sehr charakteristische Form und gleicht einer Traube oder einer Ähre, deren Blüten einseitig, und zwar in einer Zickzackreihe auf der Rückenseite einer spiralförmig eingerollten Hauptachse stehen (Fig. 523), unter deren Spitze die allerjüngsten Blüten verborgen sind. — Diese Hauptachse ist in Wirklichkeit ein Sympodium, welches aus ebenso vielen Sprossteilen besteht, als Blüten vorhanden sind; zwei unmittelbar aufeinander folgende Blüten sind hier antidrom (vergl. die junge Wickel auf Fig. 62 S. 37, wo die Kelchblätter nach ihrem Alter numeriert sind). Sind Hochblätter vorhanden, so stehen sie an den Seiten der Hauptachse. — Typische Wickel finden wir bei den Boraginaceen, Hydrophyllaceen und Solanaceen, bei Sedum und den kleinen Blütenständen im Wipfel der Rosskastanie usw. Die Wickel ist eine der häufigsten Blütenstände und viele Dichasien gehen in den letzten Verzweigungen in Wickel über (vergl. Fig. 522).

Fig. 523. Wickel (Myosotis).

Die Schraubel (bostrix) unterscheidet sich von der Wickel dadurch, dass hier immer homodrome Sprosse, d. h. Seitensprosse, welche auf der gleichen Seite in Beziehung zum Hauptspross stehen, zur Entwicklung gelangen. Dadurch kommen ihre Blüten in eine Spirale zu stehen, und der ganze Blütenstand gewinnt eine grosse

Ähnlichkeit mit einer Traube. Die Hauptsache ist natürlich auch hier ein Sympodium. Die Schraubel ist ziemlich selten (Hemerocallis, Hypericum u. a.)

Bei der Wickel und der Schraubel stehen die Seitensprosse immer quer zur Medianebene der Mutterachse, da die Vorblätter seitenständig sind (besonders bei den Dikotylen). Bei einigen Monokotylen aber stehen sie infolge der Stellung der Vorblätter in der Medianebene der Achse ebenfalls in der Medianebene; stehen sie ausschliesslich auf der Rückenseite der Mutterachse, so geht daraus die Fächel hervor, stehen sie dagegen auf ihrer Vorderseite, so entsteht die Sichel. Diese seltenen Blütenstände treffen wir bei den Juncaceen, Iris (Fig. 513) und anderen Monokotylen.

Der Knäuel ist ein cymöser Blütenstand von dem einen oder anderen der angeführten Typen, bei welchem sämtliche Blüten eng zusammengedrängt sind, so dass der ganze Blütenstand ein kopfähnliches Aussehen gewinnt (Beta, Chenopodium usw.).

Derartige dichte Cymen werden oft mit Hüllen versehen wie die dichten botrytischen Blütenstände z. B. bei Allium.

333. Zusammengesetzte Blütenstände. Ein botrytischer Blütenstand heisst einfach, wenn alle seine Blüten auf der gleichen Achse stehen, zusammengesetzt aber, wenn die Seitenachsen erster Ordnung wiederum ein oder mehrere Male verzweigt sind. Die Cyma ist fast immer vielachsig (Fig. 518). Die Zusammensetzung heisst gleichartig, wenn alle Teilblütenstände von gleicher Beschaffenheit sind, z. B. Dolde mit Dolde (Umbelliferen); Ähre mit Ähre (Roggen, Lolium); Traube mit Traube, Cyma mit Cyma (Fig. 519); ungleichartig zusammengesetzt sind sie, wenn verschiedene Blütenstände miteinander vereint sind (Ähre mit Traube bei Festuca, Köpfchen mit Corymbus bei Achillea und anderen, Wickel mit Traube bei Rosskastanie, Knäuel mit Ähre oder Traube in Kätzchen usw.).

Ein pyramidenförmiger, in seinem unteren Teile stärker, im oberen schwächer verzweigter Blütenstand heisst Ripse, ohne Rücksicht auf die Beschaffenheit seiner Componenten.

334. Radiäre und dorsiventrale Blütenstände. Ebenso wie beim vegetativen Spross (Kapitel 7), können wir auch bei den Blütenständen zwischen radiären und dorsiventralen unterscheiden. Von diesen letzteren werden manche radiär angelegt, werden aber später dorsiventral (mehr oder weniger einseitig), entweder dadurch, dass sich die Blütenstiele nach einer Seite drehen, z. B. bei Digitalis purpurea, Melampyrum, Gladiolus, Pyrola secunda) oder durch Drehungen in der Achse des Blütenstandes; andere dagegen sind von vornherein dorsiventral, z. B. bei den Boraginaceen (Fig 62 S. 37), Hyoscyamus, Vicia Cracca (die Blüten auf der einen Seite der Traube werden unterdrückt) usw.

Derartige dorsiventrale Blütenstände finden wir besonders häufig bei Insektenblüten; sie sind wohl wesentlich für den Besuch der Insekten eingerichtet und wenden sich derartig gegen das Licht, dass sie besonders in die Augen fallen und den Insekten auch leicht zugänglich sind; sind die Blüten zygomorph, so wird die Symmetrieebene, oft durch Drehung des Blütenstieles, senkrecht gestellt. Solche einseitige Blütenstände finden sich indessen auch bei anemophilen Pflanzen (Windblütlern), wie Arten von Urtica, einer Reihe von Gräsern, z. B. schwach ausgebildet bei Dactylis, stärker bei Chloris und anderen). In den Wickeln stehen die vollentfalteten Blüten

meist am Gipfel der gekrümmten Achse, wo sie am besten sichtbar sind (Fig. 523).

Die dorsiventralen Blütenstände sind zweifellos secundären Ursprungs, und zwar sind sie sämtlich, auch die dorsiventral angelegten, aus radiären hervorgegangen; in einigen Fällen mag das Licht der äussere bestimmende Faktor gewesen sein, in anderen Fällen wieder andere Kräfte, ohne dass wir jedoch einstweilen genügenden Einblick in diese Verhältnisse hätten.

Kapitel 52. Die Bestäubung.

335. Unter **Bestäubung** (Pollination) versteht man die auf S. 498 besprochene Übertragung der Pollenkörner auf die Narbe, bei den Nadelhölzern auf die Mikropyle. („Befruchtung" dagegen ist die Vereinigung der männlichen Zelle mit der Eizelle). Die Mittel, mit Hilfe deren die Bestäubung erfolgt, sind im wesentlichen folgende, nämlich: Wind, Wasser, Tiere, namentlich Insekten; und endlich Selbstbestäubung durch direkte Berührung oder dadurch, dass der Blütenstaub direkt auf die Narbe herabfällt. Bestäubung durch Wind oder durch Insekten ist mit grossen Verschiedenheiten im Bau der Blüten verbunden. Die Blütenteile, besonders Staubfäden und Griffel mit Narben führen oft Bewegungen aus, welche biologisch bedeutungsvoll sind.

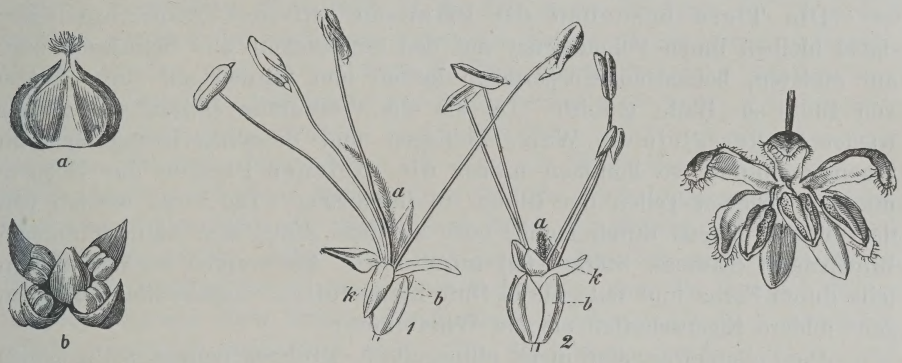
336. Windbestäubung ist zweifellos die älteste und ursprüngliche Form der Bestäubung; sie ist die einzige Form, welche wir bei den ältesten Typen der Samenpflanzen (den Gymnospermen) finden, und sie herrscht bei mehreren anderen vor (Amentaceen, vielen Gräsern usw.). — In einigen anderen Fällen ist wohl die Windbestäubung durch rückschreitende Entwicklung aus der Insektenbestäubung hervorgegangen (z. B. bei den Ambrosieen unter den Compositen, bei Poterium unter den Rosaceen).

Blüten, welche mit Hilfe des Windes bestäubt werden (anemophile Blüten; von ἄνεμος Wind; φιλέω ich liebe), sind gewöhnlich einfach gebaut, oft eingeschlechtig. Sie haben folgende Eigentümlichkeiten:

Die Pollenkörner sind trocken (nicht klebrig), kugelrund, glatt (ohne Vorsprünge), sehr leicht, und werden in der Regel in ungeheuren Mengen hervorgebracht; ganze Staubwolken schweben in der Luft, da ja ausserordentlich viele Pollenkörner der Gefahr des Untergangs ausgesetzt sind („Schwefelregen" von Nadel- und Kätzchenbäumen); in Verbindung damit steht auch die Erscheinung, dass die meisten anemophilen Pflanzen so wenig Samenanlagen in jedem Fruchtknoten besitzen. Der Blütenstaub enthält oft Stärke. Der Pollen der Kiefer besitzt besondere Schwebeapparate in Form von luftgefüllten Cuticulablasen.

Die Staubfäden (Filamente) sind oft lang, dünn, schlaff und die Staubbeutel (Antheren), welche daher oft hängend sind, ragen aus der Blüte hervor, so dass sie leicht vom Winde hin- und hergeschüttelt werden (Gräser, Plantago (Fig. 525), Hanf (Fig. 526), Rumex).

Die Narben sind gross und meist mit langen, feder- oder pinselartig ausgespreiteten Haaren (Fanghaaren) versehen, welche den fliegenden Blütenstaub leicht auffangen (Fig. 524, 525); am grössten sind sie bei einzeln stehenden Blüten; sitzen dagegen viele zusammen, so sind sie oft kleiner. Sowohl die Narben als die Staubbeutel müssen während der Bestäubungsperiode frei aus der Blüte hervorragen und die Staubbeutel müssen der Wirkung des Windes zugänglich sein, und zwar entweder durch die besondere Beweglichkeit der einzelnen Filamente, oder dadurch, dass der ganze Blütenstand oder die ganze Blüte leicht vom Winde hin und herbewegt und erschüttert werden kann. Bei den Nadelhölzern tritt aus der Mikropyle eine Flüssigkeit hervor, welche den Pollen auffängt.



524 525 526

Fig. 524. Zwittrige Blüte von Parietaria diffusa. *a* im weiblichen Stadium; die zur Aufnahme der Pollenkörner bereite Narbe ragt aus der Blüte hervor. *b* zu Beginn des männlichen Stadiums; die Narbe ist verwelkt und abgefallen, die Staubbeutel haben sich aber noch nicht geöffnet; auf der nächsten Stufe der Entwicklung werden die Staubfäden emporschnellen, worauf sich die Antheren öffnen. (Hildebrand.) — Fig. 525. Blüten von Plantago; *1* ist eine auf Windbestäubung eingerichtete Blüte, während *2* eher als Insektenblüte aufzufassen ist. (H. Müller.) — Fig. 526. Männliche Blüte des Hanfs. (Baillon.)

Das Perianth ist klein und offen, da es ja weder die Staubbeutel noch die Narbe umschliesst; es ist unansehnlich (grün, bräunlich) und besitzt weder Honig noch Duft.

Das Frühjahr ist die eigentliche Blütezeit der Windblütler (Nadelhölzer, Kätzchenbäume mit Ausnahme der Weide, usw.) und für viele von ihnen ist die Einrichtung vorteilhaft, dass ihre Blüten sich vor dem Laube entwickeln, welch letzteres also kein Hindernis für den Blütenstaub auf seinem Wege zu den Narben bildet. Dazu kommt, dass das Frühjahr trockener und an Luftströmungen reicher ist als der Sommer. Die Blütenstände krautiger Pflanzen heben sich oft hoch über die belaubten Teile, z. B. bei Gräsern, Plantago, Typha, Sparganium u. a., wo sie jedem Windhauch besser ausgesetzt sind als in tieferen Lagen. Allzu starker Wind oder Wind mit Regen ist natürlich nicht vorteilhaft. Dichogamie, speziell Protogynie sind allgemein verbreitet (s. S. 553).

Eine besondere Form von Windbestäubung finden wir bei den vielen Urticineen (Urtica, Parietaria, Celtis, Morus); hier sind nämlich die Staubfäden in der Knospenlage nach einwärts gebogen und berühren sich gegenseitig mit ihren Staubbeuteln oder mit dem Stempel in der Mitte der Blüte (Fig. 524). Später steigt der Turgor in der konkaven Seite immer mehr, und zuletzt strecken sich die Fäden, besonders bei Berührung, plötzlich aus, so dass sie sich aufrichten oder sogar nach rückwärts krümmen, und der Blütenstaub wird aus den gleichzeitig geöffneten Staubbeuteln herausgeschleudert und direkt oder mit Hilfe des Windes auf die Narben übertragen.

337. Bestäubung durch Tiere geschieht fast immer durch Insekten, und die allermeisten Blüten sind „Insektenblüten" (entomophile Blüten)[1]). Von tropischen Ländern sind Beispiele für Bestäubung durch Vögel (ornithophile Blüten)[2]), namentlich durch Kolibris und Honigvögel sowie durch Fledermäuse bekannt.

Die Tiere besuchen die Pflanzen auf der Nahrungsuche; dabei bleiben ihnen Pollenkörner auf den Saugrüsseln und Schnäbeln oder auf anderen, behaarten Körperteilen haften und werden auf diese Weise von Blüte zu Blüte geführt. Da sie eine bestimmte Blütenform immer wieder in der gleichen Weise anfliegen und dieselben Bewegungen in ihnen ausführen, so kommen immer die gleichen Stellen des Körpers mit den gleichen Teilen der Blüten in Berührung. Die Tiere werden von den Blüten erstens durch Honig oder zweitens durch den nährstoffreichen Blütenstaub (Eiweiss, Stärke, Öl) angelockt. Sie werden zu den Blüten teils durch Farbe und teils durch Duft hingeleitet. Insektenblüten haben ganz andere Eigenschaften als die Windblüten:

Die Pollenkörner sind meist ellipsoidisch, klebrig (zusammenhängend) und oft mit Stacheln, Warzen oder anderen Unebenheiten versehen, mit deren Hilfe sie leicht an den Insekten hängen bleiben; sie entstehen in geringeren Mengen, und sind bei bestimmten Pflanzen (Orchideen, Asclepiadeen) sogar zu schweren Klumpen (Pollenmassen, Pollinarien oder Pollinien) vereinigt, welche vom Winde gar nicht entführtwerden könnten (Fig. 527, *B, C, D, E*).

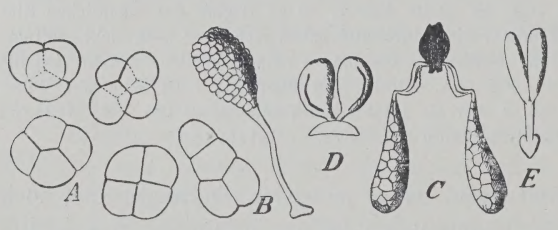


Fig. 527. *A* Pollentetraden von Neottia (Göbel). *B* Pollinarium von Platanthera; *C* Pollinarien von einer Asclepiadacee (Baillon). *D*, *E* wachsartige Pollinarien von Orchideen.

Jede Pollenmasse stellt entweder den Gesamtinhalt eines Pollensackes oder einen Teil eines solchen dar. Bei einer Reihe von Orchideen, z. B. Orchis, wird ein Pollinarium aus kleinen, mit elastischen Fäden verbundenen Klumpen gebildet, von denen jeder einer Pollenmutterzelle im Pollensack entspricht (Fig. 527 *B*), und bei anderen sind die Pollenkörner nur zu Tetraden vereinigt, welche einer Mutterzelle entsprechen, deren vier Tochterzellen sich nicht voneinander getrennt haben (Fig. 527 *A*); vergl. S. 493.

Die Pollensäcke sind oft, aber durchaus nicht immer, in den Blüten eingeschlossen, so dass sie nicht unmittelbar sichtbar sind, und die

[1]) ἔντομος eingeschnitten, d. h. Kerbtier, Insekt; φιλεῖν lieben.
[2]) ὄρνις Vogel; φιλεῖν lieben.

Filamente können fehlen. Die aufspringende Seite der Pollensäcke wendet sich gegen den von den Insekten benützten Zugang zum Honig; ein Pollensack heisst einwärts gekehrt oder einwärts aufspringend, wenn er sich nach innen, nach der Mitte der Blüte zu, öffnet, dagegen auswärts gekehrt oder auswärts aufspringend, wenn er sich nach aussen öffnet (z. B. bei Iris).

Die Narbe ist gewöhnlich klein, besitzt nur kleine oder gar keine Papillen, hat aber eine klebrige Oberfläche.

Die Blüten werden, namentlich durch lebhafte Färbung des Perianths (vergl. S. 525) oder der Staubgefässe (z. B. bei der Weide, bei Mimosen, einigen Myrten u. a.), auffällig gemacht; gelegentlich übernehmen auch gefärbte Hochblätter diese Rolle (z. B. das grosse Hüllblatt bei Calla und anderen Araceen, bei mehreren Arten von Salvia, Melampyrum, Astrantia, Cornus [suecica, mas] usw). Auch die Blütenstände können ähnliche Aufgaben erfüllen; ihre biologische Bedeutung beruht teils darin, dass die Blühzeit durch die Aufeinanderfolge in der Entfaltung der Blüten sich über einen grösseren Zeitraum hinausdehnt, so dass die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens günstiger Bedingungen für die Bestäubung grösser werden, teils aber darin, dass die Blüten eben durch ihr dichtes Zusammenstehen augenfälliger werden, selbst wenn jede einzelne für sich recht unansehnlich ist. Auch insofern ist es von grosser Bedeutung, dass die Insekten Blüten in grosser Anzahl dicht beieinander finden, als ihnen damit die Bestäubungsarbeit wesentlich erleichtert wird. Die Umbildung gewisser, namentlich randständiger Blüten bei manchen sehr dichten Blütenständen, welche sich besonders darin zeigt, dass sie viel grösser und auffälliger werden als die anderen, womit manchmal, z. B. bei Viburnum Opulus, Hortensien (Hydrangea) und der Kornblume (Centaurea), Sterilität verbunden ist, dient ebenfalls zur Sicherung der Insektenbestäubung. Hierher gehört auch die Einrichtung, dass die Blütenstände oft auf langen Stengeln mehr oder weniger hoch über den Erdboden und die Laubblätter emporgehoben und dadurch leichter sichtbar werden. Die Beziehungen dorsiventraler Blütenstände zu Tieren haben wir in § 334 besprochen.

Die Farbe ist durchaus nicht gleichgültig. Weiss findet sich besonders bei Blüten, welche von Nacht- und Abendschwärmern besucht werden, z. B. Geisblatt (Lonicera Periclymenum), Platanthera; andere, während der Nacht sich entfaltende Blüten dagegen haben dunkle, bräunliche und ähnliche Farben, z. B. Hesperis tristis, und zu solchen Blüten werden die Insekten durch den Geruch geleitet. Nicht alle Insekten werden von gleichen Farben gleich stark angezogen. So werden schmutziggelbe Blüten vorzugsweise von Fliegen besucht; Schmetterlinge und Bienen lieben helle und kräftige Farben (blau und rot); Kolibris sollen besonders scharlachrot bevorzugen. Viele Blüten verfärben sich nach der Bestäubung und gleichzeitig mit dem Aufhören der Nektarabsonderung z. B. Ribes aureum, Pulmonaria officinalis u. a.; dadurch wird die Zahl der gefärbten Teile im ganzen nicht verringert, wohl aber können die erfahreneren Insekten doch fortan leicht zwischen

denjenigen Blüten, welche noch Honig oder Pollen haben, und den älteren, bei welchen beides fehlt, unterscheiden.

Durch besondere Farbe, Striche und Flecken scheint der Weg zu dem Honig oft den Insekten angezeigt zu werden (Sprengels „Saftmal").

Auch dass manche Pflanzen während der Blütezeit blattlos sind (z. B. Weidenarten, Cornus, gewisse tropische Leguminosen und Bombaceen), dient dazu, die Blüten auffälliger zu machen.

Der Geruch der Blüten. Viele Insektenblüten strömen einen besonderen Geruch aus, welcher ebenso wie die Farbe den Tieren den Weg zu weisen scheint und nach Ansicht einiger Biologen noch wichtiger sind als die Farbe. Mit gewissen Farben ist manchmal ein eigener Geruch verknüpft; manche dunkelbraune oder braunfleckige Blüten riechen stark nach Fäulnis und werden z. B. von Schmeissfliegen u. dergl. besucht (Stapelia, Arten von Aristolochia usw.). Die abends oder während der Nacht blühenden Pflanzen riechen meist sehr stark, und bei vielen tritt der Geruch überhaupt erst am Abend auf.

Gestalt des Perianths. Ausser der auf S. 525 besprochenen Aufgabe des Perianths, die Sexualblätter zu schützen, erfüllt es bei den Insektenblüten noch ganz besondere Aufgaben, nämlich bestimmten Blüten den Zugang zu der Blüte zu erleichtern, andere aber („unberufene Gäste"), welche keine für die Pflanze vorteilhafte Bestäubung vermitteln können, auszuschliessen, ferner Honig und Blütenstaub gegen Regen oder gegen unberufene Gäste zu schützen, sich der Körpergrösse und den Gewohnheiten bestimmter Insekten anzupassen und so fort. Mit all diesen Aufgaben ist ein weit grösserer Formenreichtum mit Lippen- und Spornbildungen, Haaren, Ausbuchtungen und Schuppen im Schlund oder der Kronröhre und vieles andere verbunden. Fast alle stark zygomorphen Blüten sind an Insektenbestäubung angepasst: die Unterlippen beispielsweise dienen den Insekten als Anflugstellen (Fig. 529). Der grosse Formenreichtum der Insektenblüten, welcher besonders auffallend z. B. in der grossen Familie der Orchideen mit ihren über 6000 Arten ist, hat wohl ganz im allgemeinen auch die Aufgabe, jede einzelne Art für die Insekten kenntlich zu machen.

Als Schutz für den Pollen dient erstens die Einrichtung, dass die Pollensäcke in der Blütenhülle eingeschlossen sind, deren Eingang obendrein oft durch Haare, Schuppen (Hohlschuppen oder Deckklappen) und dergl., z. B. bei den Boraginaceen, verschlossen ist; zweitens die Erscheinung, dass das Perianth eine Art Regendach über die Pollensäcke bildet, z. B. bei vielen Lippenblütern, oder dass die Blüte herabhängt, z. B. bei Campanula; drittens, dass ein Regendach von anderen Teilen als den Perianthblättern gebildet wird, z. B. von Hochblättern (mehrere Araceen, Lathraea, Monotropa, Ajuga pyramidalis), den Griffeln (z. B. Iris) oder den Laubblättern (z. B. Linde); viertens, dass die Blüten sich nur öffnen, wenn das Wetter sonnig und schön ist, sich aber bei schlechtem Wetter schliessen (z. B. Crocus) oder eine andere Stellung einnehmen (z. B. Oxalis Acetosella, deren Blüten nickend werden, sodass das Perianth ein Regendach bildet).

Nach den Übereinstimmungen zwischen dem Bau der Insekten und der Gestalt der von ihnen vorzugsweise besuchten Blüten kann man im grossen und ganzen folgende Gruppen unterscheiden: Schmetterlingsblüten, mit sehr langen und engen Röhren, welche zum Honig hinabführen, entsprechend den dünnen und oft mehrere Centimeter langen Saugrüsseln der Schmetterlinge (Fig. 528). Tagschwärmerblüten sind sehr oft lebhaft gefärbt, wie Dianthus, Melandrium diurnum, Primula-Arten; Nacht- und Abendschwärmerblüten sind oft weiss, wie Melandrium vespertinum, Saponaria officinalis, Silena inflata, Convolvulus sepium, Lonicera Periclymenum, Platanthera. 2. Bienen- und Hummelblüten haben kürzere zum Honig hinabführende Röhren, welche zu kürzeren Saugrüsseln passen (der Rüssel der Honigbiene ist 6 mm, der der Hummel 7—21 mm lang); sie sind manchmal so eingerichtet, dass der vordere Teil des Insektenkörpers in die Blüte eindringen muss (Antirrhinum und andere Scrophulariaceen, Papilionaceen, Labiaten (Fig. 529) u. a.; die Blüten sind oft hängend, so dass ihre Öffnung nach unten zeigt (Vaccinium Vitis idaea). Die Bienen sind die fleissigsten und tüchtigsten Blütenbesucher, und die Bienenblüten sind am zahlreichsten vertreten. Die Bienen können von unten her in die hängenden Blüten hineinkriechen oder ihren Saugrüssel einführen, wie bei manchen Ericineen; auch können sie die Blütenteile auseinanderzwängen, wie bei den Papilionaceen, deren Schiffchen (Kiel) sie herunterdrücken, so dass die Sexualblätter zum Vorschein kommen, oder bei Antirrhinum und ähnlichen, deren Unterlippe sie nach abwärts drücken. — 3. Fliegenblüten haben frei und offen liegenden Honig, an welchen selbst kurze Saugrüssel leicht gelangen können, und weisse, gelbe oder grünliche Farben (Umbelliferen, Hedera, Acer, Aristolochia Clematitis usw.).

Fig. 528. „Nachtschwärmerblüte“ (Lonicera Periclymenum). (Baillon.)

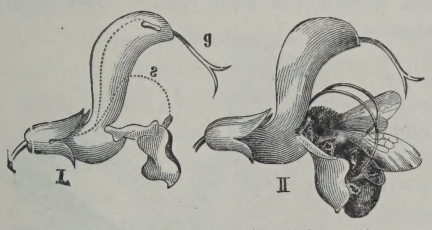
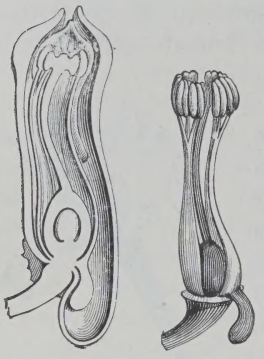


Fig. 529. Hummelblüte (Salvia). Wird die Blüte von Hummeln besucht (II), so schlagen die Staubgefässe auf den Rücken des Insekts herab und beladen es mit Pollen. (H. Müller.)

Diese Unterscheidung nach Typen gilt natürlich nur im grossen und ganzen; denn während einzelne Blüten so speziell angepasst sind, dass nur ganz wenige Insektenarten sie ausbeuten können, werden die allermeisten anderen Blüten in Wirklichkeit von einer ziemlich bunten Gesellschaft von Insektenarten besucht.

Die Nahrung, welche die Insekten in den Blüten suchen, ist Blütenstaub und Honig (Nektar). — Die Pollenkörner sind reich an Eiweissstoffen, Öl oder Stärke und bilden daher eine vorzügliche Nahrung.

Manche Insekten, wie die Bienen, sammeln sie und tragen sie heim; andere, wie die Käfer verzehren die Pollenkörner sofort. „Pollenblüten“ ohne Honig sind z. B. Tulipa, Papaver, Anemone, Clematis, Rosa, Hypericum, welche sämtlich offen sind und aufrecht stehen. — Nektarien (Honigdrüsen, Honiggefässe) finden sich in den allermeisten Insektenblüten; sie sondern einen zuckerreichen Saft ab, welcher oft in grösseren Mengen angehäuft wird und die Sporne (Fig. 530, 531) oder röhrenförmigen Blütenteile bis hoch hinauf ausfüllen. — Solche Nektarien können an sehr verschiedenen Stellen angebracht sein und von verschiedenen Organen der Blüten, sowohl vom Stiel als von Blattteilen gebildet werden; im wesentlichen sind sie Drüsen (Fig. 530, 531) oder wie Drüsen gebaute flache Stellen der Blütenteile. — Bei den Lippenblütern z. B. und der Familie der Scrophulariaceen (Fig. 533 *B*, *d*) erscheint das Nektarium als ein Ring, welcher an seinem Rande gebuchtet oder gezähnt sein kann und die Basis des Fruchtknotens oder des Griffels einfasst, ebenso bei Solanum und anderen Sympetalen; als warzenförmige Drüsen zwischen den Basen der Staubblätter erscheinen Nektarien bei den Cruciferen, Buchweizen u. a. („Discusbildungen“ hat man warzen- oder ringförmige Nektarien am Blütenboden genannt und sie in vielen Fällen zu Unrecht als rudimentäre Staubblätter angesprochen). Die Innenseite des Achsenbechers bei vielen Rosifloren und anderen oder die Scheibe, welche sich in gewissen epigynen Blüten, z. B. bei Saxifragen und Pomaceen, zwischen den Staubblättern und dem Grunde des Griffels (dem Griffelpolster der Umbelliferen) findet, sondern Nektar ab. Der Honig entsteht oder sammelt sich doch oft an in „Spornen“, d. h. hohlen, verlängert kegelförmigen Ausbuchtungen des Perigons, namentlich der Krone, z. B. bei Orchis, Viola (wo zwei besondere Drüsen aussen vor zwei Staubblättern den Honig secernieren, Fig. 531); in kleinen Vertiefungen am Grunde der Kronblätter bei Ranunculus; in dütenförigen Kronblättern bei Helleborus, Nigella, Eranthis, Aquilegia; die beiden eigentümlichen Kronblätter bei Aconitum, welche durch das helmförmige Kelchblatt verdeckt werden, sind Nektarien.



A *B*

Fig. 530. *A* Längsschnitt durch die Blüte von Fumaria officinalis; *B* Staubgefässe und Stempel. In beiden Figuren sieht man die honigabsondernde Drüse, in *A* auch den Sporn. (Baillon.)

Das Nektarium hat in jeder Blüte seinen bestimmten Platz, und die Insekten, welche an den Honig gelangen wollen, werden stets durch den Bau der Blüte gezwungen, beim Anflug sich in ganz bestimmter Weise auf diese zu setzen; in vielen Fällen, z. B. bei Viola tricolor, Erodium, Dianthus usw. findet sich ein Saftmal, d. h. bestimmte Zeichnungen in Form von Streifen, Flecken und dergl. auf den Kronblättern, welche sich in der Färbung von ihrer Umgebung unterscheiden und derartig angeordnet sind, dass sie zu einem bestimmten Punkte, dem

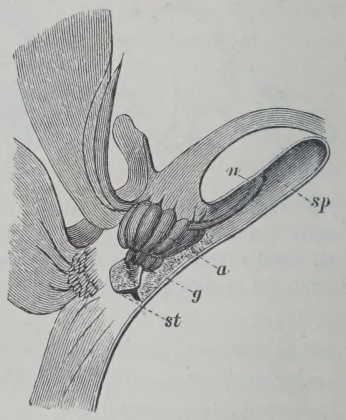


Fig. 531. Längsschnitt durch die Blüte von Viola tricolor; *n* Drüse; *sp* Sporn; *a* Antheren; *g* Connectiv; *st* Narbe. (H. Müller.)

Nektarium selbst oder dem Eingang zu einem solchen hin zusammenlaufen. Auf diese Weise wird den Insekten schnelles und leichtes Arbeiten ermöglicht, zum Vorteil beider Teile, der Insekten selbst, wie der Blüten, welche durch ihre Vermittlung bestäubt werden sollen.

Wir haben oben gesehen, dass der Nektar in vielen Fällen gegen ungebetene Gäste und gegen Regen oder Tau durch verschiedene Gestaltung und Ausbildung des Perigons geschützt wird.

338. Bestäubung durch Vermittlung des Wassers. Die meisten Wasserpflanzen strecken ihre Blüten über die Oberfläche des Wassers empor, und die Bestäubung geschieht dann durch Vermittlung von Insekten oder Wind. Die Blüten einiger Pflanzen werden durch Vermittlung von Wasser bestäubt, welches den im Wasser suspendierten oder auf seiner Oberfläche schwimmenden Blütenstaub zur Narbe hinführt. Die Exine ist hier besonders dünn oder sie fehlt auch ganz. Ausser den unter Wasser blühenden Pflanzen, wie Zostera, deren Pollenkörner merkwürdig lang und fadenförmig sind, so dass sie leicht an den Narben hängen bleiben, und Ceratophyllum gehört Vallisneria spiralis hierher, deren kleine männliche Blüten sich von dem Orte ihrer Entstehung, tief unten am Grunde, losreissen und an die Oberfläche emporsteigen, wo sie umherschwimmen. Dort gelangen sie in die Nähe der weiblichen Blüten, welche an langen, spiralig gewundenen Stielen auf der Wasseroberfläche schwimmen; hier findet dann die Bestäubung statt. Die von der Mutterpflanze getrennten männlichen Blüten gehen zugrunde, während die Stiele der weiblichen Blüte nach eingetretener Befruchtung sich schraubenförmig zusammenziehen und die junge Frucht tief unter die Wasseroberfläche herabbefördern, wo sie zur Reife gelangt.

Ähnlich verhält sich Ruppia spiralis; ihre eigentümlichen, fast halbmondförmigen Pollenkörner schwimmen auf dem Wasserspiegel umher und gelangen hier auf die Narben.

339. Selbstbestäubung und Fremdbestäubung. Die Tatsache, dass so viele Blüten an Bestäubung durch Vermittlung von Insekten angepasst sind, muss einen Zweck haben; die Pflanze würde nicht die farbigen und reich gestalteten Blütenkronen bilden, Honig und Blütenstaub opfern, oder ätherische wohlriechende Öle hervorbringen, wenn nicht daraus auch Vorteile für sie selbst entsprängen. Darwin hat uns durch eine Reihe von Versuchen darüber belehrt, welcher Art diese Vorteile sind: in der Regel strebt die Pflanze nach Fremdbefruchtung und vermeidet Selbstbefruchtung, weil jene günstig, diese aber ungünstig für die Nachkommenschaft ist. Aus diesen Gründen wird die Fremdbestäubung gefördert.

Die Selbstbestäubung (Autogamie) beruht darauf, dass die Narbe einer Blüte durch den Pollen derselben Blüte bestäubt wird, Fremdbestäubung (Xenogamie) darauf, dass der Pollen einer anderen Pflanze zur Verwendung kommt, in welchem Falle also Pollenkorn und Eizelle in weniger nahem Verwandtschaftsverhältnis stehen als in ersterem. Als Geitonogamie bezeichnet man die Bestäubung einer Blüte durch eine andere

desselben Individuum. (Unter Wechselbestäubung versteht man die Bestäubung zwischen verschiedenen Arten oder Varietäten.)

340. Selbstbefruchtung wird bei vielen Pflanzen vermieden, eben weil die Vereinigung nahe verwandter Zellen meist für die Nachkommenschaft ungünstig ist (ebenso wie „Inzucht" im Tierreich, „Ehen zwischen nahen Verwandten" bei den Menschen), indem sie 1. weniger Samen, 2. schlechtere und kleinere Samen ergeben und indem 3. die Pflanzen, welche aus dem durch Selbstbefruchtung entstandenen Samen hervorgehen, kleiner und schwächer sind als die von solchen Samen stammenden Pflanzen, welche durch Fremdbefruchtung gebildet wurden. Die Blüten einiger Arten sind sogar ganz oder beinahe ganz selbst-steril, d. h. ihr Pollen ist vollständig ohne Wirkung, wenn er auf die Narbe der gleichen Blüte gebracht wird, oder er kann sogar verderblich wirken (z. B. gewisse Orchideen, Roggen, Buchweizen, einige Kleearten [Trifolium repens und pratense], Corydalis cava, Cardamine pratensis, Aristolochia Clematitis). Darwin gibt auch an, dass bei gleichzeitiger Bestäubung ein und derselben Narbe durch fremden Pollen und eigenen Pollen der erstere in kürzerer Zeit Pollenschläuche austreibt als der eigene Pollen und damit Fremdbefruchtung bewirkt. Bei anderen Pflanzen kommt wohl ebenfalls schliesslich Selbstbestäubung zu stande, aber nur wenn Fremdbestäubung ausgeblieben ist, weil am Ende Selbstbefruchtung gar keiner Befruchtung vorzuziehen ist.

Immerhin gibt es eine Reihe von Blüten, welche sich regelmässig selbst befruchten; einige sind sogar unmittelbar dieser Funktion angepasst oder kennen überhaupt keine andere Befruchtungsweise. — Viele Gräser befruchten sich regelmässig selbst z. B. Hafer, mehrere Bromusarten, zum Teil Gerste und Weizen usw., ferner die Erbse, Victoria regia (bei uns in Europa hat eine Pflanze zu gegebener Zeit nie mehr als eine einzige offene Blüte). Gewisse Anonaceen haben nur kleistogame Blüten und in unendlich langer Zeit nur Selbstbefruchtung gehabt. Neuerdings sind indessen verschiedene Tatsachen bekannt geworden (durch Burck und Kerner), welche gegen Darwins Lehre von der durchgängigen Notwendigkeit der Fremdbestäubung sprechen.

Selbstbestäubung kann in der Weise stattfinden, dass der Pollen auf die Narbe herabfällt oder dass die Staubbeutel unmittelbar die Narbe berühren, wie es manchmal infolge von Wachstumsbewegungen oder dadurch geschieht, dass sich das Perianth schliesst und die Staubbeutel an die Narbe angedrückt werden, usw. Am häufigsten kommt Selbstbestäubung in unansehnlichen Blüten vor und herrscht merkwürdigerweise ausschliesslich in den sog. kleistogamen (oder klandestinen)[1]) Blüten, jener Kategorie von sehr kleinen und reduzierten Blüten, welche sich niemals öffnen, jedoch reichlich Samen ansetzen. Manche Pflanzen bringen nämlich Blüten von zweierlei Art hervor, die gewöhnlichen offenen und grossen (chasmogamen) Blüten, welche manchmal steril sind, und die kleistogamen Blüten, welche Blütenknospen ähneln (Fig. 532) und rudimentäre oder gar keine Kronblätter besitzen; sie haben oft weniger Staubgefässe als die anderen und ihre Antheren sind sehr klein und enthalten wenige dünnwandige Pollenkörner. Diese Pollenkörner

[1]) κλειστός verschlossen; γάμος Hochzeit; clandestinus heimlich.

bilden oft schon ihre Schläuche, während sie noch im Pollensack eingeschlossen sind, so dass sie durch die Wand des letzteren hindurch in die Narbe hineinwachsen können (Fig. 532 *E*). Auch der Stempel ist in der Grösse stark reduziert (*F*), und die Narben sind in einigen Fällen schwach ausgebildet. Diesen Blüten fehlt Honig und Duft. Wie es scheint, entstehen sie besonders in bestimmten Jahren und an bestimmten Standorten und sind daher wesentlich von äusseren Bedingungen (kaltem Wetter, Schatten) abhängig. — Kleistogame Blüten kennen wir bereits bei ungefähr 60 Gattungen. Sie finden sich z. B. bei mehreren Arten von Viola (Fig. 532), Oxalis Acetosella (nach den offenen) und anderen Arten, Impatiens noli tangere, Lamium amplexicaule (in milden Wintern), Drosera rotundifolia, Juncus bufonius, Arten von Hordeum, Leersia oryzoides (bei uns nur kleistogam) u. a. — Hierher lassen sich auch die Fälle rechnen, dass die Blüten einzelner Wasser- und Sumpfpflanzen geschlossen bleiben, solange sie unter Wasser sind, und sich in diesem Zustande selbst befruchten; wenn sie an die Luft kommen, so öffnen sie sich (Batrachium, Alisma natans, Subularia u. a.).

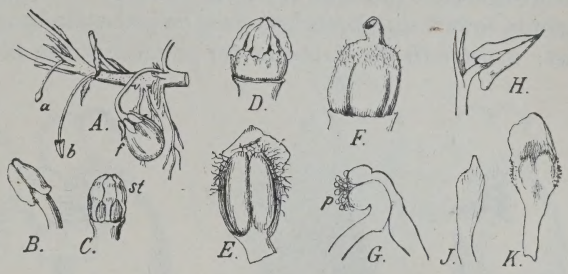


Fig. 532. Kleistogame Blüten von Viola. *A*—*F* Viola odorata; *A* $\left(\frac{1}{1}\right)$ die kleistogamen Blüten (*a*, *b*) wachsen abwärts in den Boden; *f* eine aus einer kleistogamen Blüte hervorgegangene Frucht; *B* eine Blüte, vergrössert; *C* das Perianth ist abgetragen, so dass die Staubfäden sichtbar werden, welche sich über dem Stempel zusammenbeugen. *D* die Krone und die Staubfäden sind infolge des Heranwachsens der Frucht an ihrer Basis abgerissen und werden in Form einer Kappe mit emporgehoben. *E* eine Anthere, aus welcher die Pollenschläuche hervorwachsen. *F* Stempel. *G* Stempel von V. persicifolia; oberer Teil, vergrössert. *H*—*K* Viola silvatica; *H* eine Blüte; *J* ein steriler, und *K* ein fruchtbarer Staubfaden. (Warming).

Dass kleistogame Blüten von normal offenen abstammen, geht unter anderem daraus hervor, dass in der Antherenwand öfter fibröse Zellen (Faserzellen) vorkommen, dass die Staubgefässe oft rudimentär sind (Fig. 532 *J*), dass unvollkommene Nektarien auftreten können, dass beispielsweise die zehn Staubgefässe bei Ononis zu einer Röhre vereinigt sind, dass sich schwacher Zygomorphismus erhalten haben kann und dergleichen mehr.

341. Fremdbefruchtung wird auf verschiedene Weise gesichert, und zwar namentlich durch Dichogamie, Heterostylie, Herkogamie und Eingeschlechtigkeit.

A. Dichogamie. Die Selbstbestäubung zwittriger Blüten wird oft durch Dichogamie[1]) verhindert, d. h. Antheren und Narbe in einer Blüte reifen zu verschiedenen Zeiten; entweder können sich die Antheren öffnen und den Pollen ausstreuen, bevor die Narbe der gleichen Blüte imstande ist, den letzteren aufzufangen und festzuhalten (Protandrie)[2]) oder umgekehrt: die Narbe wird vor den Antheren reif (Protogynie). Bei

[1]) δίχα getrennt; γάμος Hochzeit.

[2]) πρῶτος der Erste; ἀνήρ Mann, Gen. ἀνδρός; γυνή Weib.

protandrischen Pflanzen sind es also Blüten auf jüngerer Entwicklungsstufe, welche ältere Blüten bestäuben, bei protogynen umgekehrt.

Die morphologisch zwittrigen Blüten werden auf diese Weise biologisch eingeschlechtig. In den wenigsten Fällen aber ist die Dichogamie soweit durchgeführt, dass Selbstbestäubung vollkommen ausgeschlossen ist; meist reift die Narbe in der protandrischen Blüte, bevor der gesamte Pollen entleert ist, und umgekehrt kommt der Blütenstaub in der protogynen Blüte vor dem völligen Abwelken der Narbe zur Reife. Der Grad der Dichogamie steht im Zusammenhang mit der relativen Fähigkeit der Blüte die Aufmerksamkeit der Insekten auf sich zu lenken. Vergleichen wir Arten mit grossen und mit kleinen Blüten innerhalb der gleichen Gattung oder einem nahen Verwandtschaftskreise, z. B. innerhalb der Gattungen Geranium, Malva, Cerastium, Stellaria, Epilobium, Veronica usw., so findet man, dass die Dichogamie am stärksten bei den grossblumigen Arten, dagegen um so weniger ausgeprägt erscheint, je kleiner die Blüte ist, bis zu vollständiger Gleichzeitigkeit (Homogamie)[1]) bei den unansehnlichsten Blüten. Klimatische Verhältnisse wirken in nicht geringem Masse bei der Ausbildung von Dicho- und Homogamie mit.

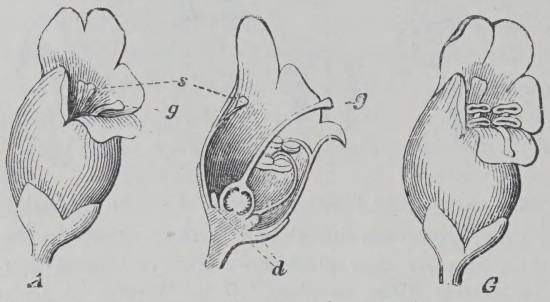


Fig. 533. Protogynie (Scrophularia nodosa); vergrössert. *A* Blüte im weiblichen Stadium; die Narbe (*g*) ragt aus dem Schlunde hervor; *s* ist das hinterste, sterile Staubblatt. *B* die gleiche Blüte im Durchschnitt, so dass die eingebogenen Staubblätter sichtbar werden; *d* Nektarium. *C* Blüte im männlichen Stadium; die Spitze des Griffels ist jetzt nach abwärts gebogen, und an der Stelle, welche vorher die Narbe einnahm, stehen nun die vier geöffneten Antheren. (A. Gray.)

In dichogamen Blüten finden häufig Wachstumsbewegungen der Staubblätter und Griffel statt, durch welche Antheren und Narben nacheinander die gleiche Stellung in der Blüte einnehmen und daher mit den gleichen Körperteilen der besuchenden Insekten in Berührung kommen. Bei Scrophularia nodosa (Fig. 533) beispielsweise nimmt die Narbe zuerst eine bestimmte Stellung vor dem Eingang zur Blüte ein, und zwar zu einem Zeitpunkt, bei welchem die Antheren noch tief unten verborgen liegen; darauf krümmt sich die Griffelspitze, so dass die nun verwelkte Narbe weiter unten ausserhalb der Blüte zu stehen kommt und die Antheren jetzt den früheren Platz der Narbe einnehmen. Ebenso nehmen die Narben in der protandrischen Blüte die Stellung der Antheren ein (Fig. 534).

Protandrie ist häufiger als Protogynie. In gewissen grossen Familien oder Gattungen herrscht Protandrie vor (z. B. Compositen, Campanulaceen, Umbelliferen, Malvaceen, Epilobium, Geranium u. a.). Protogyn sind z. B. die Blüten

[1]) ὅμος gemeinsam, gleichartig.

von Aristolochia Clematitis, Plantago, Scrophularia nodosa (Fig. 533), mehreren Rosifloren, Juncaceen, mehreren Gramineen und Cyperaceen sowie überhaupt vieler anemophilen Pflanzen, Sparganium, Parietaria (Fig. 524).

B. Heterostylie begünstigt ebenfalls Fremdbestäubung; man versteht darunter die Erscheinung, dass ein und dieselbe Art zweierlei oder dreierlei zwittrige Blüten hat, welche auf verschiedenen Pflanzen sitzen, aber gleich-

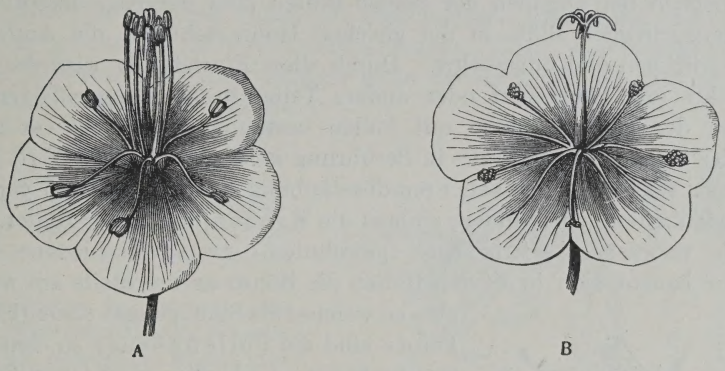


Fig. 534. Geranium pratense. *A* männliches Stadium; die fünf Kelchstaubfäden haben sich aufgerichtet, und die geöffneten Antheren stehen mitten in der Blüte; die fünf Kronstaubfäden sind noch unreif. *B* weibliches Stadium; die Kelchstaubfäden haben sich zurückgebogen, die Kronstaubfäden haben die gleichen Bewegungen ausgeführt wie vorher die Kelchstaubfäden, und ihre Filamente liegen nun ebenfalls ausgestreckt. Die Staubbeutel sind abgefallen oder enthalten nur wenig Pollen. Die Narben stehen jetzt in voller Entwicklung an der früheren Stelle der Antheren. (Hildebrand.)

zeitig blühen. Die Verschiedenheiten beruhen unter anderem auf verschiedener Länge des Griffels (daher der Name: ἕτερος verschieden, und στῦλος Griffel); parallel damit aber gehen Verschiedenheiten in der

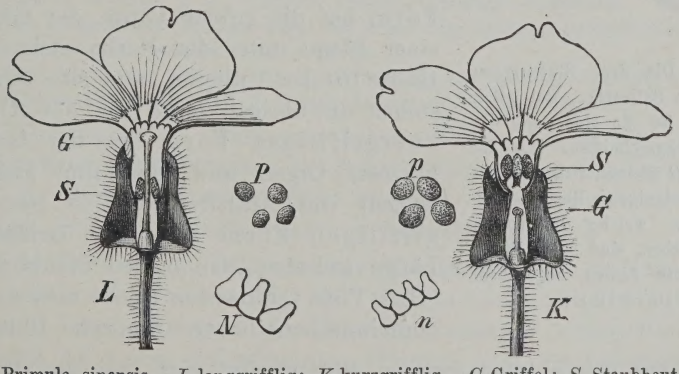


Fig. 535. Primula sinensis. *L* langgrifflig; *K* kurzgrifflig. *G* Griffel; *S* Staubbeutel; *P* Pollenkörner und *N* Narbenpapillen von *L*; *p* und *n* Pollenkörner und Narbenpapillen von *K*. (Noll etc.)

Länge der Staubgefässe, in der Grösse der Pollenkörner und der Narbenpapillen, in der Form der Krone usw.

Heterostylie kommt nur bei einer kleinen Anzahl von Familien, unter

anderen den Primulaceen, Rubiaceen, Oxalidaceen, vor. Am häufigsten ist Dimorphismus: die Art hat zweierlei Blüten; die eine Blüte ist langgriffelig, d. h. sie besitzt einen langen Griffel, aber kurze Staubgefässe (Fig. 535 *L*, Primula), die andere ist kurzgrifflig, d. h. sie hat einen kurzen Griffel und lange Staubgefässe (Fig. 535 *K*), und die Längenverhältnisse zwischen den Organen der beiden Blüten sind derartig, dass die Narbe in der langgriffligen Blüte in der gleichen Höhe steht wie die Antheren in der kurzgriffligen und umgekehrt. Durch diese Einrichtung wird der Körper des Insekts (der Saugrüssel oder andere Teile) in der langgriffligen Blüte genau an der gleichen Stelle mit Pollen bestäubt, an welcher er mit der Narbe der kurzgriffligen Blüte in Berührung kommt und umgekehrt, so dass mit grosser Wahrscheinlichkeit Fremdbestäubung eintritt. Mit den genannten Verschiedenheiten gehen andere einher: die Kronen dimorpher Blüten haben, wenn sie verwachsenblättrig sind, gewöhnlich etwas verschiedene Gestalt, und zwar baucht sich in beiden Blüten die Röhre an der Stelle am weitesten aus, an welcher die Staubgefässe sitzen (Fig. 535). Ferner sind die Pollenkörner in den langen Staubgefässen und die Narbenpapillen der langen Griffel grösser als die entsprechenden Pollenkörner und Papillen der kurzen Staubgefässe und der kurzen Griffel (Fig. 535 *P*, *N* und *p*, *n*).

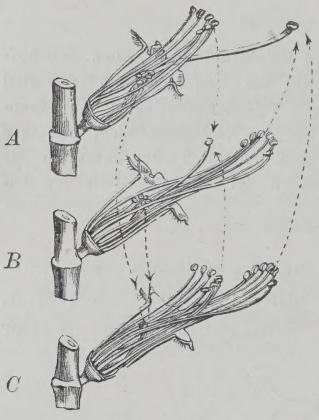


Fig. 536. Die drei Blütentypen von Lythrum Salicaria. Bei allen drei Blüten ist die eine Seite des Perigons weggeschnitten. *A* ist langgrifflig, *B* mittelgrifflig, *C* kurzgrifflig. Diejenigen Bestäubungsmöglichkeiten, welche die besten Resultate ergeben, sind durch Pfeile und punktierte Linien angegeben. (Darwin.)

Beispiele für dimorphe Heterostylie: Primula elatior und andere Arten (Fig. 535). Hottonia, Pulmonaria officinalis, Menyanthes trifoliata, Polygonum Fagopyrum, einige Arten von Linum usw.

Trimorphe Blüten finden wir z. B. bei Lythrum Salicaria. Bei der langgriffligen Form hat die grösste Länge der Griffel; auf einer Etage unter der Narbe steht die eine Hälfte *(6)* der Antheren, und eine Etage tiefer stehen die übrigen sechs (Fig. 536 *A*). In der kurzgriffligen Form ist der Griffel das kürzeste Organ und über ihm stehen zwei Etagen von Antheren (*C*); in der mittelgriffligen Form steht der Griffel in der Länge zwischen den beiden Staubblattkreisen (*B*). Viele Oxalisarten (nicht aber unsere drei einheimischen) haben trimorphe Blüten.

Bei den dimorph-heterostylen Blüten sind vier, bei den trimorphen achtzehn verschiedene Bestäubungsarten möglich. Durch Darwins Versuche hat sich gezeigt, dass Bestäubung der Narbe mit Pollen von Antheren, welche sich auf gleicher Höhe befinden, („legitime“ Bestäubung; vergl. die Pfeile in der Figur 536), die besten Resultate ergeben; jede andere („illegitime“ Bestäubung) ist ungünstiger oder ergibt gar keine Befruchtung.

C. Eingeschlechtigkeit (s. S. 525) muss als ein sehr wichtiges und häufig angewandtes Mittel zur Vermeidung von Selbstbestäubung und Befruchtung der Eizelle durch eine so nahe verwandte männliche Zelle, wie es das Pollenkorn der gleichen Blüte ist, aufgefasst werden. In manchen Fällen sitzen männliche und weibliche Blüten auf dem gleichen Pflanzenindividuum (monöcische[1]) oder einhäusige) Pflanze, z. B. Buche, Haselstrauch, Mais), in anderen Fällen auf verschiedenen Individuen (diöcische[2]), zweihäusige Art), z. B. Urtica dioica, Hopfen, Hanf; die Geschlechtszellen sind im letzteren Falle also weniger nahe verwandt als im ersteren.

Ferner kennen wir folgende andere Arten der Verteilung zwittriger und eingeschlechtiger Blüten bei der gleichen Art. Polygam heisst eine Art, welche sowohl männliche und weibliche als auch Zwitterblüten besitzt (Esche, Silene acaulis u. a.); sie ist triöcisch, wenn die dreierlei Blüten jeweils auf einer eigenen Pflanze stehen (z. B. Fragaria vesca, Vitis vinifera). — Andromonöcische Arten haben ☿ und ♂ auf der gleichen Pflanze, z. B. Arten von Galium, Veratrum, Umbelliferen (die in der Dolde zuletzt entstehenden Blüten sind gelegentlich ♂) usw.; gynomonösche, ☿ und ♀ auf der gleichen Pflanze (Atriplex-Arten, Compositen der Gruppe Radiatae (z. B. Bellis, Chrysanthenum, Aster), Parietaria usw.). Androdiöcische Arten haben ♂ und ☿ auf verschiedenen Individuen, gynodiöcische ♀ und ☿ auf verschiedenen Individuen, z. B. viele Lippenblütige (Thymus Serpyllum, Origanum vulgare, Prunella vulgaris u. a.), Echium vulgare, Plantago lanceolata. ♀ sind meist kleiner als ☿; gelegentlich können auch bei ihnen Staubgefässe vorkommen, doch sind sie unvollkommen und enthalten keine Pollen.

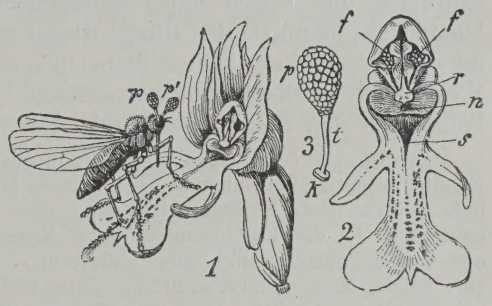


Fig. 537. Orchis militaris. *l* am Kopfe eines besuchenden Insektes haben sich zwei keulenförmige Pollinarien *(p)* festgesetzt. *2* Blüte von vorne; *s* Eingang zum Sporn; *n* Narbe, *r* Klebmasse (Haftdrüse); *f* die Pollinarien. *3* ein Pollinarium; *k* Klebmasse; *t* der Stiel (Caudicula), welcher die Klebmasse mit der Pollenmasse, *p*, verbindet. (Wossidlo.)

Als Agamonöcie hat man die Erscheinung bezeichnet, dass ein und dieselbe Pflanze (Blütenstand) sterile und ☿ Blüten besitzt (Viburnum Opulus).

D. Herkogamie. Herkogam heissen Blüten, bei welchen durch besondere bauliche Einrichtungen die Selbstbestäubung verhindert oder doch erschwert ist durch die gegenseitige Stellung der Narben und Antheren (ἔρκος, Zaun, Schutz). Hierher gehören folgende Beispiele:

Die keulenförmigen Pollenmassen (Pollinarien) und Pollinien der Orchideen und Asclepiadeen (Fig. 527) sind so schwer, dass sie notwendigerweise durch Insekten von einer Blüte zur anderen transportiert werden müssen, und bei vielen der genannten Pflanzen sind die Pollenmassen derartig angebracht, dass der Pollen einer Blüte nur mit grosser Schwierigkeit auf die Narbe der gleichen Blüte herabgelangen kann. Bei den Orchideen

[1]) μόνος allein, einzig; οἶκος Haus.
[2]) δίς doppelt; οἶκος Haus.

werden die Pollinarien durch scheibenförmige Haftdrüsen (Fig. 537), bei den Asclepiadeen durch eigentümliche Klammern am Insekt befestigt, welches von einer Blüte auf die andere überträgt.

Bei Iris sitzen die Antheren unter den blattähnlichen Griffelverzweigungen und öffnen sich nach aussen; der Blütenstaub kann kaum ohne Hilfe von Insekten (Hummeln) auf die darüberliegende kleine Narbe gelangen.

Bei Viola tricolor (Fig. 531) müssen die Insekten ihren Saugrüssel dicht an den Antheren und der Narbe vorbei einführen, um zum Sporn vorzudringen und setzen dabei mitgebrachten Blütenstaub auf einer kleinen Klappe ab; wenn sie den Rüssel wieder zurückziehen, verschliesst die Klappe die Narbe, so dass kein Blütenstaub auf diese gelangen kann; auf diese Weise ist die Selbstbestäubung ausgeschlossen. Gleichzeitig führt das Insekt Pollen von den Staubgefässen mit sich fort.

Ficus Carica (Feigenbaum) wird durch eine Gallwespe (Cynips psenes) bestäubt. Es gibt zweierlei Feigenbäume: bei dem einen enthalten die jungen Feigen nur weibliche Blüten, deren Griffel so lang sind, dass die Wespen mit ihrer kurzen Legröhre keine Eier in die Fruchtknoten legen können, die Eier bleiben im oberen Teile des Griffels stecken und gehen zugrunde. Der andere Baum bringt Feigen hervor, welche oben männliche Blüten, unten Gallenblüten führen, d. h. weibliche Blüten mit so kurzen Griffeln, dass die Wespen Eier in die Fruchtknoten legen können, welche dadurch zu Gallen werden; an diesen Bäumen, welche biologisch als männlich bezeichnet werden müssen, entstehen also keine Früchte. Schon im Altertum unterschied man zwischen diesen beiden Bäumen und bezeichnete den einen als „zahmen Feigenbaum", den andern als „Caprificus", und wusste, dass man blühende Zweige dieses letzteren auf einem Baume der ersten Form aufhängen müsse, wenn man von diesem Früchte erwarten wollte (Caprification). Jetzt wissen wir, dass die Wespe, nachdem sie ihre Eier in die Feigenblüten des Caprificusbaumes abgelegt hat, bei dem Verlassen dieser Blüten Pollen zu den weiblichen Blüten des ersten Baumes überträgt und damit die Bestäubung vermittelt.

Wir kennen eine ganze Reihe von anderen Fällen, in welchen wohl Herkogamie im engeren Sinne fehlt, in welchem jedoch so klare Anordnungen zur Förderung von Insektenbestäubung getroffen sind, dass sie keinen Zweifel über ihre richtige Deutung lassen. So sei auf Berberis und Centaurea hingewiesen, deren Staubfäden bei Berührung plötzliche Bewegungen ausführen, durch welche Blütenstaub auf das besuchende Insekt abgeladen wird (Fig. 427 und 428), ferner auf die Papilionaceen, deren Antheren vom Schiffchen eingeschlossen werden, welches durch das Körpergewicht eines schweren Insektes (z. B. einer Hummel) herabgedrückt werden muss, damit der Blütenstaub frei wird; endlich auch Mimulus, deren blattartige Narben den Schlund verschliessen, aber für Berührung empfindlich sind und sich schliessen, z. B. wenn ein anfliegendes Insekt sie berührt und Blütenstaub auf ihnen abstreift; dadurch wird der Eingang zur Blüte geöffnet, und das Insekt kann sich mit neuem Pollen beladen, ohne dass dieser letztere auf die nun geschlossene Narbe gelangen kann.

Bei der Gattung Salvia finden sich zwei Staubgefässe, deren verlängerte Connective wagebalkenartig quer auf dem Filament befestigt sind; am Ende der einen langen Connectivhälfte sitzt eine (halbe) Anthere, die andere kurze Connectivhälfte ist zu einem flachen, sterilen Gebilde umgewandelt. Die einzelnen Teile sind derartig angeordnet, dass das Insekt (Hummel) bei seinem Besuch die kurze Connectivhälfte zurückstösst, so dass der lange Hebelarm (die lange Connectivhälfte) mit der Anthere herabschnellt und den Pollen auf dem Rücken des Insekts absetzt (Fig. 529),

welchen das Insekt dann auf der Narbe einer anderen Blüte abstreifen kann, während Selbstbestäubung sehr erschwert ist.

342. Grew (1682) und Camerarius (1694) waren die Ersten, welche die Erkenntnis besassen, dass die Staubgefässe männliche Organe seien und dass der Blütenstaub notwendigerweise auf die Narbe übertragen werden müsse, wenn Befruchtung eintreten soll. Im 18. Jahrhundert stand bereits die Lehre vom geschlechtlichen Gegensatz der Staubgefässe und des Stempels fest.

Am Schlusse des 18. Jahrhunderts machte Sprengel (Rektor in Spandau) eine Reihe vorzüglicher Beobachtungen über die Blütenbestäubung und über die Bedeutung der verschiedenen Teile der Blüte im Dienste der Bestäubung. Er veröffentlichte diese Beobachtungen 1793 in Buchform: „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen.“ Indessen blieb dieses meisterhafte Werk etwa 70 Jahre lang fast vollständig unbeachtet und vergessen. Erst 1862 wurde die allgemeine Aufmerksamkeit darauf und im ganzen auf die vielfachen, höchst interessanten Wechselbeziehungen zwischen dem Bau der Blüten und der Insekten und deren Abhängigkeit von einander durch Darwins Untersuchungen über die Bestäubung der Orchideen gelenkt. Seit jener Zeit ist dieses Untersuchungsgebiet von vielen Botanikern betreten worden, von welchen die folgenden hervorgehoben seien: Delpino (Italien), Hermann Müller, Hildebrand und Knuth (Deutschland), Axell (Schweden), Kerner (Österreich), Mac Leod (Belgien), Hansgirg (Prag), Robinson (Nordam.), in neuester Zeit der Holländer Burck usw. Auch viele andere Seiten der Pflanzenbiologie, welche mit dem Bau der Blüte und den Vorgängen bei der Bestäubung zusammenhängen, sind inzwischen bearbeitet worden. So hat Kerner besonders auf die Bedeutung der Perianthgestaltung für den Schutz der Sexualblätter gegen ungünstige Witterung und für den Ausschluss „ungebetener Gäste“ hingewiesen; ebenso Kerner, Stahl u. a. auf die Waffen, welche die Pflanzen z. B. gegen die grossen Pflanzenfresser, Schnecken, Insektenlarven usw., in ihren Dornen, stechenden und steifen Haaren, Giften, gegen die Schnecken z. B. in Raphiden, Milchsaft usw. besitzen, welche die Tiere davon abhalten, die Blüten zu fressen. Giftige Pflanzen wie Veratrum, Colchicum, Sambucus, Ebulus, Helleborus, usw. werden von grösseren Pflanzenfressern gemieden. Selbstverständlich werden nicht bloss die Blüten, sondern auch die vegetativen Teile auf diese Weise geschützt (vergl. Kap. 15).

Zehnter Abschnitt.

Samen. Frucht. Aussaat.

Kap. 53. Samen.

343. Der Same ist die infolge der Befruchtung weiterentwickelte Samenanlage (s. § 316). Er besteht aus der Samenschale und dem Kern. Die Schale ist aus den umgebildeten Integumenten (gelegentlich in Verbindung mit Teilen des Nucellus) hervorgegangen; der Kern besteht aus dem Keim (Embryo), manchmal ausserdem aus Sameneiweiss. Der Keim ist der wichtigste, nie fehlende Teil; er stellt eine Pflanze in embryonalem Zustande vor, welche nach ihrer Entstehung gewöhnlich eine längere oder kürzere Ruhezeit durchmacht, bevor sie sich weiter entwickelt („keimt"). Das Sameneiweiss enthält Reservenährstoffe, welche dem Embryo zum Verbrauch bei der Keimung mitgegeben werden.

Die Früchte einiger weniger, meist kultivierter Pflanzen enthalten niemals Samen, z. B. Korinthen (eine Varietät der Weintraube), Bananen (die Frucht des Pisang, Musa), Ananassa sativa. Diese Erscheinung ist offenbar eine Folge langdauernder Kultivierung in Verbindung mit einer besonderen Fähigkeit für geschlechtslose Vermehrung und beruht vielleicht auf einem Konkurrenzkampf um die Nährstoffe zwischen Samen und Fruchtknoten, in welchen dieser letztere gesiegt hat.

Was im Handel oder im täglichen Leben „Samen" heisst, ist in vielen Fällen nur eine Bezeichnung für nussartige Früchte, z. B. Grassamen, Hanfsamen, Birkensamen usw., häufig in Verbindung mit anderen Blütenteilen, z. B. Spinatsamen, Runkelrübensamen (welcher jedoch aus vollständigen kleinen Fruchtständen besteht). Unter Samen versteht man im allgemeinen alles, was „ausgesät" wird, also auch Farnsporen.

Fig. 538. Same der Phaseolus multiflorus, trocken und gequollen; Nabel nach oben. (E. Warming.)

344. Die Samenschale ist in der Regel trocken. Die Narbe (cicatrix), welche an ihr entsteht, wenn der Samen sich vom Nabelstrang (Funiculus) loslöst, heisst der Nabel (s. z. B. Erbse, Bohne (Fig. 538) und andere Leguminosen, Rosskastanie, Kakaosamen). Die Mikropyle ist in vielen Fällen als ein kleines Grübchen am fertig ausgebildeten Samen sichtbar, z. B. bei der Bohne, wo sie an dem einen Ende des Nabels liegt. — An Samen, welche aus anatropen Samenanlagen entstehen, sieht man häufig an der Schale eine gelegentlich erhöhte Linie oder linienförmige Zeichnung, welche den Nabel mit der Chalaza verbindet und welche durch die Verwachsung

des Funiculus mit dem äusseren Integument zustande kommt; diese Linie heisst die „Naht“ (Raphe).

Die Funktion der Samenschale. Die Samenschale enthält in der Regel keine Nährstoffe. Ihre Aufgaben sind mechanisch-physikalischer Natur, und ihr innerer Bau hängt teils von diesen, teils von der Beschaffenheit des Fruchtknotens ab:

A. Soll die Samenschale bei der Aussaat mitwirken, so bilden sich an ihrer Oberfläche Flügel, Haare („Samenwolle“) und dergl., welche als Schwebeapparate dienen. Solche Apparate sind auf Kapseln beschränkt.

B. Die Samenschale soll den Kern schützen gegen Angriffe von Tieren, gegen allzuschnelle und zu frühzeitige Aufnahme von Wasser und gegen andere ungünstige äussere Einflüsse. Aus diesem Grunde ist in vielen Samenschalen eine Steinzellenschicht ausgebildet, welche bei Leguminosensamen, deren Härte und Glätte gerade auf dieser Schicht beruht, zu äusserst liegt (Fig. 539), während sie beim Flachs die drittäusserste Schicht ausmacht (Fig. 214 *c*) und bei anderen Pflanzen an anderer Stelle und in anderen Zellformen wiederkehrt. Viele Wasserpflanzen haben hartschalige Samen.

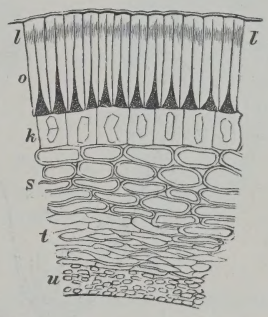


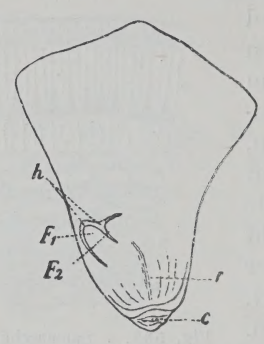
Fig. 539. Samenschale der Bohne (Phaseolus vulgaris) im Querschnitt. *o* Oberhaut, bestehend aus prismatischen Zellen mit stark verdickten Wänden (mit Ausnahme der Innenwand und der unmittelbar daran grenzenden Partien der Seitenwände); *l*-*l* eine hellere Linie, welche durch Verschiedenheiten in der Lichtbrechung in den Wänden zustande kommt. *k* eine Zellschicht mit ganz in Cellulose eingebetteten Kristallen; *s*, *t*, *u* der innere Teil der Schale, welcher die Fähigkeit besitzt, Wasser anzuziehen.

C. Die Samenschale soll die Keimung dadurch einleiten, dass sie Wasser aufsaugt und festhält, oder sie soll den Samen durch Schleimbildung am Erdboden festheften. Die Samenschalen vieler Pflanzen besitzen daher verschieden gestaltete Zellen, welche die Fähigkeit haben, Wasser energisch anzuziehen; meist haben die Zellen der ganzen Epidermis verschleimende Aussen- und Seitenwände, wie wir bereits auf S. 168 gesehen haben (Leinsamen Fig. 214, Quitte [Cydonia], Plantago Psyllium, viele Cruciferen u. a.). Die Samen können in vollständig gequollenem Zustande 2—5 mal so viel wiegen wie trocken. — Bei einer Reihe von Samen (und bei Nüssen) sind solche schleimbildende Zellen auf bestimmte Rippen oder Warzen beschränkt und jede von diesen Zellen sendet für sich einen Schleimfaden aus. Bei anderen bilden wohl alle Epidermiszellen der Samen- oder Fruchtschalen Schleim, doch verschleimen hauptsächlich die Seitenwände, und der Schleim tritt als wurstförmiger Faden mit einer in ihn eingelagerten schraubig gewundenen Wandschicht nach aussen vor; vielleicht hindert diese Wandschicht den Schleim an zu frühzeitigem Ausfliessen (Salvia Horminum und andere Labiaten, Polemoniaceen, Collomia, Acanthaceen, Compositen, z. B. Senecio-Arten u. a.).

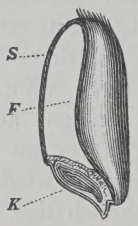
D. Die Schale besitzt ferner ein hohes Mass von Elasticität, so dass sie weitgehende Quellung des Kerns ertragen kann ohne aufzuspringen; diese Eigenschaft ist von Wichtigkeit, weil Samen mit beschädigter Schale sehr rasch die Keimfähigkeit verlieren.

345. Der Keim (Embryo) ist die Pflanze im embryonalen Zustande. Seine Hauptbestandteile (hypokotyles Glied, Keimblätter (Kotyledonen), Keimknospe, Keimwurzel) haben wir bereits auf S. 20 besprochen. — Gerade heisst der Embryo, wenn seine Längsachse eine gerade Linie bildet (Fig. 540, 543), gekrümmt, wenn sie im Bogen oder Winkel gekrümmt ist (Fig. 544, 545), spiralig gekrümmt, wenn er wie in Fig. 549 spiralig eingerollt ist. — Der Embryo ist meist gelblich oder weisslich-farblos; bei einigen Pflanzen wie Epheu und Verwandten, Ahorn u. a. ist er grün.

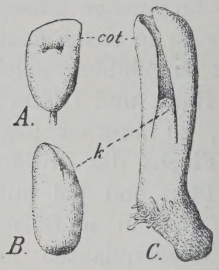
Bei Dikotylen und vielen Gymnospermen finden sich zwei gegenständige, bei Kiefer, Fichte und anderen Nadelhölzern dagegen mehrere im



540



541



542

Fig. 540. Embryo von Carex Grayi im Längsschnitt. *r* die Keimwurzel mit der Wurzelhaube *e*; *h* Höhlung, in welcher die Knospe liegt, deren erste Blätter mit F^1 und F^2 bezeichnet sind. (A. Didrichsen.) — Fig. 541. Weizenkorn im Längsschnitt ($^4/_1$). *S* die Schale; *F* das Sameneiweiss; *K* der Embryo. — Fig. 542. Pinguicula vulgaris; Embryo. *cot* Keimblatt; *k* Keimknospe. (Göbel.)

Kreise stehende Kotyledonen. Zwischen den Kotyledonen am Gipfel der Keimachse liegt die Keimknospe (Fig. 33 *k* auf S. 21), welche oft erst während der Keimung selbst zur Entwicklung gelangt. Das Keimblatt der Monokotylen steht am Ende des hypokotylen Gliedes und hat einen scheidenförmigen Grund; die Keimknospe ist zur Seite gedrängt und wird meist von der Keimblattscheide eingeschlossen (Fig. 540). Bei den Gräsern ist die Keimknospe gross und wird hier nicht von dem schildförmigen Kotyledon, dem sog. Scutellum, eingeschlossen (Fig. 541, 595).

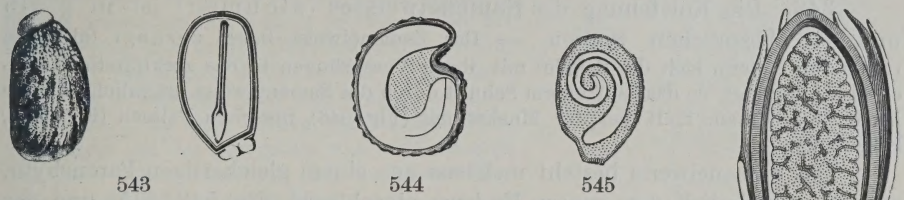
Wir kennen auch Dikotylen mit einem Kotyledon, z. B. Ficaria und einige andere Ranunculaceen, Arten von Corydalis, Pinguicula (Fig. 542), Carum Bulbocastanum (eine Umbellifere), Trapa, Cyclamen (Fig. 587) und Arten von Cuscuta; mehrere von diesen Pflanzen haben Knollen. Das Keimblatt liegt hier wie bei den echten Monokotylen in der Verlängerung der Keimachse (Fig. 542). Das verstreute Vorkommen solcher Pflanzen in Familien mit typisch dikotylen Samen deutet darauf hin, dass das eine Keimblatt verschwunden ist, und gelegentlich lässt sich dasselbe auch in rudimentärem Zustande nachweisen. Bei Trapa ist es ganz deutlich vorhanden, wenn auch von sehr geringer Grösse.

Wir haben auf S. 347 gesehen, dass der Embryo mancher Saprophyten und Parasiten nur einen undifferenzierten, kugeligen oder ellipsoidischen Zellhaufen darstellt.

Die Spitze der Keimwurzel ist immer gegen die Mikropyle

zu gerichtet, in anatropen Samen gleichzeitig auch gegen den Nabel zu; da die Steinzellenschicht an diesen beiden Stellen fehlt und das Wasser gerade an diesen Stellen am leichtesten durch die Schale eindringt, ist der Embryo so vorteilhaft wie möglich gelagert, damit gerade die Wurzel als erstes Organ bei der Keimung zu neuem Leben erweckt wird und auch sofort eine Keimöffnung zum Austritt nach aussen vorfindet.

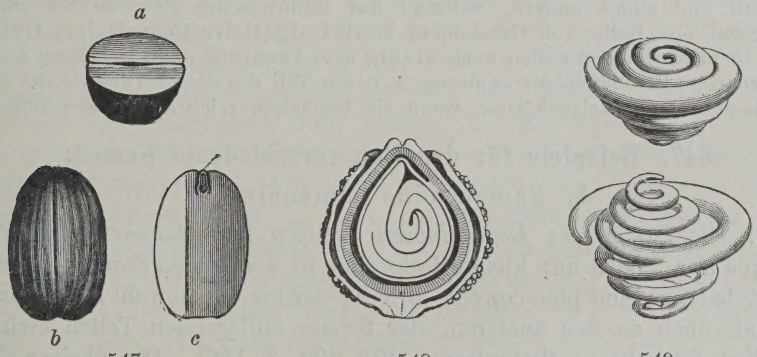
Die Kotyledonen sind nicht alle gleich gebaut. In der Regel sind sie gerade, und in Samen ohne Sameneiweiss sind sie meist sehr dick, an



543 544 545 546

Fig. 543—546. Samen *mit Sameneiweiss*. *Gerader* Embryo in Fig. 543 (Ricinus), *gekrümmter* Embryo in Fig. 544 (Cerastium) und Fig. 545 (Solanum tuberosum). *Gefaltetes* Sameneiweiss in Fig. 546 (Myristica moschata). (Baillon.)

der einen Seite flach, an der anderen gewölbt; sie bilden die Hauptmasse des Samens und enthalten den grössten Teil der Reservenährstoffe (Eiche, Fig. 548, Mandel, Lorbeer usw.). Doch kommen auch blattartige und gefaltete Kotyledonen vor, z. B. bei der Buche und Gossypium, ebenso zusammengerollte oder spiralig gedrehte Cuscuta, Hopfen (Fig. 548, verschiedene



547 548 549

Fig. 547—549. Samen *ohne Sameneiweiss*. *Gerader* Embryo in Fig. 547 (Eiche, *a* Querschnitt; *b* von aussen gesehen; *c* das eine Keimblatt ist entfernt); *gekrümmter* Embryo in Fig. 548 (Hopfen); *spiraliggekrümmter* Embryo in Fig. 549 (Salsola). (Baillon u. a.)

Chenopodiaceen Fig. 549), oder gefaltet, besonders in Fällen, wo sie dünn sind und sich später zu grünen assimilierenden Blättern entwickeln; dadurch wird erreicht, dass die Kotyledonen sofort, wenn sie sich bei der Keimung ausbreiten, eine bedeutende Grösse erreichen und als recht wirksame Assimilationsorgane auftreten können.

Die Kotyledonen sind also nach zwei verschiedenen Typen gebaut, zwischen welchen natürlich Übergänge existieren. Die fleischigen Keimblätter in Samen ohne Sameneiweiss bestehen aus gleichmässigem, manchmal ziemlich dickwandigem Parenchym; Spaltöffnungen sind nicht vorhanden, die Nervatur ist sparsam. Bei den blattartigen Kotyledonen ist Palissadengewebe angelegt, sie wachsen bei der Keimung auch durch Zellteilungen, besitzen Spaltöffnungen und in der Regel netzförmig verzweigte Nerven.

346. Die Entstehung des **Sameneiweisses** (albumen) ist in § 315 und 316 besprochen worden. — Das Sameneiweiss heisst zernagt (albumen ruminatum), wenn sich die Schale mit ihren Vorsprüngen in das zerklüftete Sameneiweiss eindrängt, so dass auf einem Schnitt durch das Sameneiweiss bräunliche wellige Linien erscheinen, z. B. bei der Muskatnuss (Fig. 546), manchen Palmen (Fig. 592), Hedera usw.

Das Sameneiweiss besteht meistens aus einem gleichartigen Parenchym, welches gewöhnlich den ganzen Embryo einschliesst (Fig. 543, 545) und der Schale unmittelbar anliegt. Seltener liegt der Keim an der Peripherie des Samens (einige Pflanzen mit gekrümmten Embryonen, Gräser (Fig. 544, 541). Das Sameneiweiss tritt in zwei, immerhin nicht scharf voneinander getrennten Typen auf: dünnwandiges Sameneiweiss, in welchem nur der Inhalt der Zellen Bedeutung als Reservematerial besitzt, und dickwandiges Sameneiweiss, in welchem ein wesentlicher Teil der Kohlehydrate des Reservematerials für den keimenden Embryo in den Wänden abgelagert ist (Fig. 208 S. 163). — Im letzteren Falle ist das Sameneiweiss beinhart, z. B. bei der Elfenbeinnuss (Phytelephas) (Fig. 208 *B* S. 163); oder hornartig, z. B. Kaffeebohne (Fig. 552), Dattelkern und einige andere, während das dünnwandige Sameneiweiss mehlig (Buchweizen, eine Reihe von Grassamen), schleimig (Malve, Convolvulus), fleischig (Cocos), in nicht wenigen Fällen auch glasig sein kann und dann in seinem Äusseren eine hornartige Beschaffenheit annimmt, z. B. ein Teil des Sameneiweisses des Maises, sowie Gersten- und Weizenkörner, wenn sie besonders reich an Eiweissstoffen sind.

347. Beispiele für den Bau verschiedener Samen.

A. Samen ohne Sameneiweiss.

1. Die Samen der *Leguminosen* besitzen kein Sameneiweiss (Pisum, Phaseolus u. a.), oder nur kleine Reste sind in dem reifen Samen vorhanden. Die Kotyledonen sind plan-convex; ihre Epidermis ist, sowohl an den flachen Seiten als auch an den äusseren, der Schale anliegenden Teilen kleinzellig und führt fetthaltiges Protoplasma (Fig. 200 S. 156). Die übrigen Zellen sind verhältnismässig gross. Meist sind die Wände ziemlich dünn, die Reservenährstoffe bestehen aus Eiweissstoffen, zum Teil in kleinen Proteïnkörnern, etwas Fett sowie grossen Stärkekörnern (Erbse Fig. 200, Bohnen, Wicken). Bei nicht wenigen Arten indessen fehlt die Stärke im Samen, z. B. Lupine, Erdnuss (Arachis hypogaea), Sojabohne u. a., welche dafür umsomehr Fett und grosse Proteïnkörner enthalten. Die Lupine u. a. haben ziemlich dicke Zellwände mit gummiartigen Kohlehydraten. Dass die Samen der Leguminosen besonders reich an Eiweissstoffen sind (17—30 %) und daher als sehr nahrhaft gelten, ist allgemein bekannt.

2. Die *Cacaobohne* ist der Embryo (oder meist die isolierten Kotyledonen) von Theobroma Cacao. Sie bestehen aus Parenchym (Fig. 550 *A*), welches Eiweissstoffe und reichlich Fette sowie kleine Stärkekörner *(B)* enthält. Das ausgepresste Fett ist bei gewöhnlicher Temperatur fest (Cacaobutter). Ausserdem enthält die Cacaobohne Theobromin.

3. *Mandeln* und die Samen anderer zur Familie der Amygdalaceen gehörenden Arten bestehen gleichfalls nur aus Schale und Embryo. Die dünnwandigen Zellen der Kotyledonen enthalten besonders Eiweiss, grosse Proteïnkörner und fettes Öl; die allermeisten (ausgenommen beispielsweise die süssen Mandeln) führen ausserdem Amygdalin in den Zellen des Parenchyms, und in den Nervenscheiden kommt bei allen das Enzym Emulsin vor. Wenn man die Früchte zerstösst und mit Wasser anrührt, oder auch z. B. beim Kauen der Samen, wirkt das Enzym auf das Amygdalin und es bildet sich Blausäure usw. Zweifellos liegt in dieser Einrichtung ein Schutz gegen Tiere.

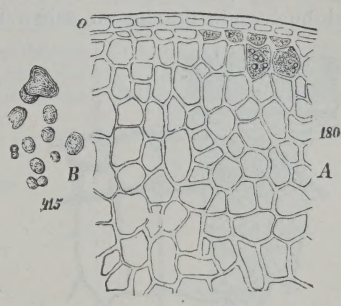


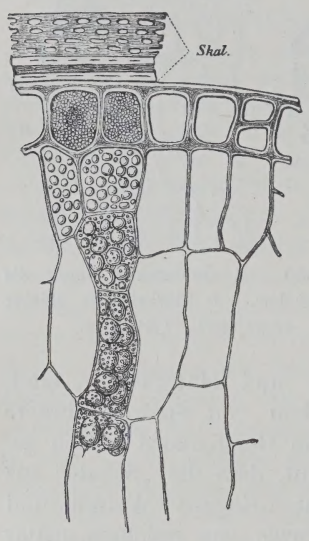
Fig. 550. *A* Querschnitt durch die Kakaobohne. *B* Stärkekörner stärker vergrössert. (Rützou.)

B. Samen mit Sameneiweiss.

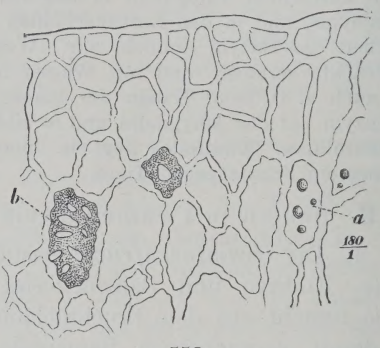
4. Die *Gramineenfrucht* besteht aus Schale, Embryo und Sameneiweiss. Die Schale besteht aus dem Fruchtgehäuse und der damit verwachsenen Samenschale. Gersten- und Haferkörner sind, ebenso wie die allermeisten Grassamen, ausserdem von Spelzen (innere Spelze und Deckblatt) eingeschlossen, welche beim Gerstenkorn jedoch gewöhnlich so fest an die Frucht angepresst erscheint, dass die „Schale" aus drei morphologisch verschiedenen Schichten besteht. Roggen-, Weizen- und Maiskörner sind dagegen stets „nackt". Der *Embryo*, von welchem später (§ 363) eingehender die Rede sein soll, liegt im unteren Ende der Frucht ihrer nach aussen gewandten Seite an (Fig. 541) und ist reich an Eiweissstoffen und Fett, führt aber keine Stärke. Das Sameneiweiss macht den grössten Teil des Kornes aus. Es besteht aus zweierlei Zellen, stärkefreien und stärkeführenden (Fig. 551). Die stärkefreien Zellen liegen an der Peripherie des Sameneiweisses in einer einzigen Schicht unmittelbar an der Schale (Weizen, Roggen, Hafer u. a., Fig. 551) oder in mehreren Schichten, z. B. drei bei der Gerste. Diese Zellen enthalten im Protoplasma reichlich Fett, sowie kleine phosphatreiche Proteïnkörner und ein stärkelösendes Enzym. Sie sind daher als Enzymzellen aufzufassen (oft unrichtig „Glutenzellen" genannt). Innerhalb dieser liegen stärkeführende Zellen mit Eiweissstoffen (Fig. 197, 201, 202). Im Sameneiweiss des Hafers und mehrerer anderer Gräser tritt ausserdem Fett in bedeutender Menge im Protoplasma der stärkeführenden Zellen auf. — Die Eiweissstoffe des Weizens nennt man Gluten. In sogenannter „mehliger" Gerste und Weizen sind die Sameneiweisszellen von zahlreichen Luftblasen durchsetzt. Werden glasige Körner bis zu einem gewissen Grade eingeweicht (z. B. durch Regen) und darauf wieder getrocknet, so werden sie „mehlig", und zwar in um so höherem Grade, je ärmer das Sameneiweiss an Eiweissstoffen ist. — Unter Gries versteht man grob gemahlenes, in manchen Fällen geschältes Korn; Mehl ist fein gemahlen und in Sieben von verschiedener Feinheit gesiebt; in Mehl findet man ausser Stärke kleine Schalenteile, Reste von Zell-

membranen und protoplasmatischem Inhalt der Zellen sowie Öl; Mehl lässt sich unter dem Mikroskop nicht bloss aus den Formen der Stärkekörner, sondern auch aus Teilen der Schale (Haare, Enzymzellen, Querzellen usw.) bestimmen. Unter Kleie versteht man die abgesiebten (unverdaulichen) Schalenteile mit den daranhängenden Enzymzellen und den äussersten eiweissreichen Stärkezellen; sie werden unter anderem zu Viehfutter verwendet.

5. Die *Kaffeebohne*, der Same von Coffea arabica und liberica, hat eine gewölbte und eine flache Seite, auf welcher eine tief in den Samen einschneidende und sich einbuchtende Furche zu sehen ist (Fig. 567). An der Handelsware ist die Samen-



551



552

Fig. 551. Teilschnitt durch ein Weizenkorn. Querschnitt. Unter der Schale liegen die Enzymzellen als eine einzige Schicht dickwandiger Zellen. In den stärkeführenden Zellen erscheint das eiweissreiche Protoplasma am deutlichsten in den äusseren, an die Enzymzellen grenzenden Schichten. (W. Johannsen). — Fig. 552. Schnitt durch das Sameneiweiss der Kaffeebohne. Bei *b* die hintere Wand einer Zelle mit ihren flachen Poren. *a* Öltropfen. (Rützou.)

schale, ausgenommen in jener Furche, in der Regel ganz vom Kern entfernt; sie besteht unter anderem aus länglichen, mit spaltförmigen Poren versehenen Steinzellen (Fig. 285). Der kleine Embryo liegt unten am einen Ende seitlich im Sameneiweiss; dieser ist hornartig und besteht aus polygonalen Zellen mit ziemlich dicken, flachporigen Zellwänden (Fig. 552); er enthält Eiweissstoffe, Öle usw., ferner Coffeïn, aber keine Stärke.

6. Die Samen der *Dattelpalme* (Phoenix), von Phytelephas und einigen anderen Palmen, besitzen ein aus sehr dickwandigen Zellen bestehendes Sameneiweiss, Fig. 208 *B*, dessen ziemlich homogene gummireiche Wände mit Ausnahme der Mittellamellen bei der Keimung vollständig zur Auflösung gelangen.

Kap. 54. Die Frucht.

348. Die Frucht ist der nach der Befruchtung weiter ausgebildete Fruchtknoten; sie besteht 1. aus dem Pericarp (Fruchtwand, Fruchtgehäuse), welches 2. die Samen enthält. Die Gymnospermen haben im Gegensatz zu allen anderen Phanerogamen keine Frucht, sondern nur Samen auf ursprünglich offenen Fruchtblättern.

Das Pericarp hat eine doppelte Aufgabe zu erfüllen, und zwar erstens den Samen Schutz zu gewähren, zweitens zu ihrer Aussaat beizutragen. Je nach seiner Beschaffenheit unterscheiden wir verschiedene Fruchtformen, welche sich unter zwei Hauptformen, trockene und fleischige, einreihen lassen, welche wiederum je nach der Art der Wände und der Zahl der Samen in je zwei, wie in untenstehender Übersicht, getrennt werden. Selbstverständlich finden auch hier Übergänge statt.

	Früchte mit (meist) *vielen* Samen, welche nicht im Pericarp eingeschlossen bleiben	Früchte mit selten mehr als *1 Samen*, welche im Pericarp eingeschlossen bleiben
Das Pericarp ist trocken und von unansehnlicher (bräunlicher, gelblicher) Farbe	**1. Kapsel**	**2. Nuss**
Das Pericarp ist durchweg oder nur in seinen äusseren Teilen fleischig und mehr oder weniger auffallend gefärbt	**3. Beere**	**4. Steinfrucht**

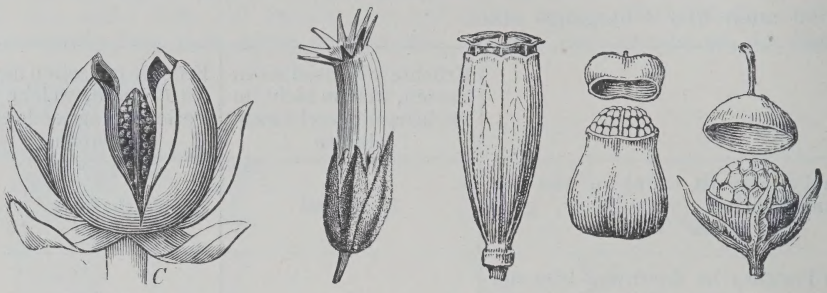
Von allen oben angeführten vier Hauptfruchtformen kommen sowohl oberständige wie unterständige vor, was indessen für die biologische Auffassung der Frucht ganz unwesentlich ist. Man vergleiche z. B. die unterständigen Kapseln von Epilobium und Iris mit den oberständigen bei Liliaceen, die unterständigen Nüsse beim Haselstrauch, der Buche und bei Compositen mit den oberständigen beim Buchweizen, bei Gräsern und Ranunculus; die unterständigen Steinfrüchte der Wallnus, der Cornelkirsche, des Hollunders mit den oberständigen bei der Pflaume und Rhamnus; die unterständigen Beeren bei der Johannisbeere und Vaccinium mit den oberständigen der Weinrebe, der Orange, Berberis, Nachtschatten usw.

349. Die Kapsel ist eine (fast immer) trockene, sich öffnende Frucht. Sie kann also viele Samen enthalten, da durch das Aufspringen sämtliche befreit werden und zur Aussaat gelangen können; das Pericarp selbst dagegen bleibt auf der Mutterpflanze sitzen.

Das Aufspringen kommt gewöhnlich in der Weise zustande, dass die Gewebe der Frucht bei der Reifung vertrocknen; durch besondere Anordnung von Geweben verschiedenen Baus treten beim Eintrocknen Spannungen auf, welche an bestimmten, von vornherein anatomisch kenntlichen Stellen zum Aufreissen führen. Bei Regenwetter oder sehr feuchter Luft schliessen sich viele Kapseln wieder, da das Wasser wieder ähnliche Zustände in den Geweben hervorbringt wie sie vor dem Aufspringen herrschten (§ 128). Diese Einrichtung kann z. B. in Fällen, in welchen die Samen mit Flugapparaten versehen sind, biologische Bedeutung gewinnen. — Umgekehrt gibt es Kapseln, welche sich gerade bei Feuchtigkeit öffnen, so dass die Samen bei regnerischem Wetter ausgestreut werden, z. B. die in den südafrikanischen Steppen- und Wüstenregionen wachsenden Arten von Mesembrianthemum. — Einige wenige Kapseln sind saftig und das Aufspringen wird hier gerade durch einen, dem oben beschriebenen entgegengesetzten Prozess bewerkstelligt. Die zum Aufspringen führende Gewebespannung kommt dadurch zustande, dass bestimmte Gewebe viel mehr Wasser aufnehmen als andere, zuletzt springt die Frucht plötzlich auf und schleudert die Samen aus (z. B. Impatiens noli tangere, Momordica u. a.). — Eine Zwischenform zwischen Kapsel und Beere

vertritt die Frucht von Ecballium Elaterium; sie ist fleischig und löst sich, wenn sie reif ist, von ihrem Stiel ab, so dass eine Öffnung entsteht, durch welche die Samen ausgeschleudert werden.

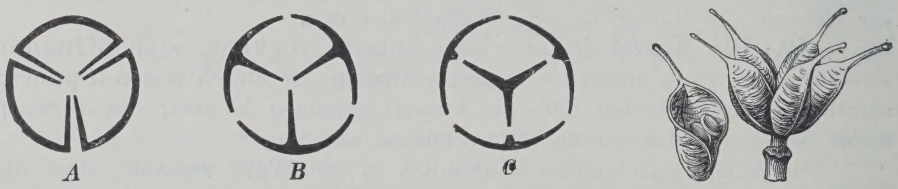
Die Kapsel öffnet sich auf sehr verschiedene Weise; in der Hauptsache aber durch Klappen und durch Deckel. In den allermeisten Fällen bildet die aufgesprungene Kapsel eine Art Körbchen, welches oben offen ist,



553 554 555 556 557

Fig. 553—557. Kapselformen.

während die Samen auf seinem Boden liegen (Fig. 553—557); darin liegt ein Mittel zur weiteren Verbreitung der Samen, weil sie nicht unmittelbar aus dem Körbchen herausfallen können, wodurch sie ja unmittelbar um den Fuss der Mutterpflanze herum zu liegen kämen. Sie bleiben vielmehr ruhig in der offenen Kapsel liegen, bis stärkere Windstösse die Pflanze heftig hin- und herbewegen und dadurch die Samen aus der Frucht herausschleudern.



558 559

Fig. 558. *A* septicide Dehiscenz; *B* loculicide Dehiscenz; *C* loculifrage Dehiscenz. — Fig. 559. Balgkapseln.

Ein schönes Beispiel zur Beleuchtung dieses Verhältnisses gibt uns die Gattung Campanula; einige Arten haben aufrechtstehende Kapseln, und die Löcher, mit welchen sie sich öffnen, liegen dann an der Spitze der Kapsel, andere dagegen haben nickende Kapseln, und die Öffnungen sind dann am Grunde der Kapsel, d. h. auch nach oben gerichtet, angebracht.

Man spricht von einem Aufspringen der Kapsel durch Löcher, wenn sich an der Kapsel kleine runde Öffnungen bilden (Papaver, Fig. 555, Campanula, Antirrhinum); mit Zähnen, wenn sie sich oben mit kurzen Spalten öffnen (Primula, Caryophyllaceen, Fig. 554); mit Klappen, wenn die Spalten in der Wand vom einen Ende (gewöhnlich dem oberen) etwa halb oder ganz bis zum andern Ende reichen (Fig. 553). Das Aufspringen kann sowohl in der Rücken- als in der Bauchnaht geschehen; handelt es sich um mehrfächerige Kapseln, so kann das Aufspringen in verschiedener Weise vor sich gehen: man spricht von septicider Dehiscenz (wandspaltig), wenn die

Fruchtblätter aus dem gegenseitigen Verbande gelöst werden (Fig. 558 *A*), septifrager Dehiscenz, wenn die Scheidewände durch Längsspalten von den Klappen abgelöst werden und als geflügelte Säule in der Mitte der Frucht stehen bleiben (Fig. 558 *C*); loculicide Dehiscenz liegt vor, wenn das Aufspringen in den Rückennähten geschieht, so dass die Kammern eigentlich halbiert werden (Fig. 558 *B*).

Einige Arten von Kapseln sind besonders benannt worden. 1. Die Balgkapsel besteht aus einem Blatt und öffnet sich nur in der Bauchnaht (Fig. 559); sie kommt fast ausschliesslich in Sammelfrüchten vor (Spiraea, Aquilegia, Caltha, Paeonie usw.). 2. Die Hülse ist ebenfalls eine einblättrige, einfächrige Kapsel, öffnet sich aber mit zwei Klappen (Spaltung der Rücken- sowohl als der Bauchnaht). Da die Zellen in Beziehung zur Längsrichtung schräg angeordnet sind, so dreht sich jede Klappe spiralig zur Seite. 3. Die Schote ist für die Familie der Cruciferen charakteristisch. 4. Die Deckelkapsel (Pyxidium) ist eine Kapsel, welche sich mit ringförmiger Querspalte öffnet, so dass ein oberer deckelförmiger Teil abgeworfen wird; z. B. das Bilsenkraut (Hyoscyamus, Fig. 556), Anagallis (Fig. 557), Wegerich (Plantago).

Schleuderfrüchte nennt man gewisse Kapseln, welche sich explosionsartig öffnen, wenn nämlich die Spannung der einen Gewebeform plötzlich den Widerstand der anderen überwindet, so dass die Samen weit fortgeschleudert werden; solche Samen besitzen gewöhnlich keine Schwebevorrichtungen und sind oft ziemlich schwer (Euphorbia, Mercurialis, Hura crepitans und andere Euphorbiaceen; viele Leguminosen; Impatiens, Fig. 411). — Auch bei Oxalis werden die Samen weit aus der Kapsel herausgeschleudert; doch beruht dieser Vorgang auf einem besonderen Mechanismus der Samenschale.

Die Samen einer Kapselfrucht sind meistens dickschalig, da sie ja zuletzt frei werden und daher gegen Ungunst der Witterung und Angriffe von Tieren geschützt sein müssen. Ferner zeigen ihre Schalen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit im Bau; eine Zellschicht ist oft als besondere Schutzschicht ausgebildet (hier Steinzellen), eine andere als wasseraufnehmende Schicht, eine dritte enthält Farbstoffe (Fig. 214), und andere wiederum zeigen andere Ausbildung. Oft sind sie mit besonderen Vorrichtungen zur Aussaat in Form von Flügeln, Haaren (Samenwolle) und ähnlichen Schwebeapparaten versehen (s. Kap. 55).

350. Nuss nennt man eine trockene Frucht, welche sich nicht öffnet; sie darf daher auch nicht viele Samen enthalten, da diese ja alle an einer und derselben Stelle zu Keimung kämen. Die Zahl der Samen beträgt stets 1, selten und abnormer Weise kommen zwei zur Entwicklung.

Die Nuss muss sich als solche von der Mutterpflanze ablösen und ist daher in vielen Fällen selbst mit Verbreitungsvorrichtungen versehen. Sie ist biologisch dem Samen der Kapselfrucht gleichwertig und wird daher in ähnlicher Weise ausgestattet wie diese (s. § 355). Das Pericarp, welches in landläufiger Bezeichnung „Schale“ heisst, erhält ähnliche harte, wasseranziehende sonstige Schichten wie die Samen der Kapsel, während die wirkliche Samenschale in der Regel sehr dünn und unscheinbar ist. Bei den Gräsern sind Pericarp und Samenschale so eng miteinander verwachsen, dass sie sich nicht voneinander trennen lassen (Caryopse oder Schalfrucht, Fig. 551).

Die Mittel zur Aussaat sind verschieden: Flügel, Haare und Haken usw., welche im Kapitel 55 eingehender besprochen werden.

Spaltfrüchte (Schizocarpien) und Gliederfrüchte sind eine Art mehrsamiger Nüsse; damit die einzelnen Samen ausgestreut werden können, müssen sich die Früchte in ebenso viele nussartige Stücke (Teilfrüchtchen, Mericarpien) teilen, als Samen vorhanden sind. Sie gehen aus einem ein-

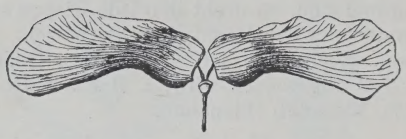


Fig. 560. Ahorn (Acer).

Fig. 561. Heracleum.

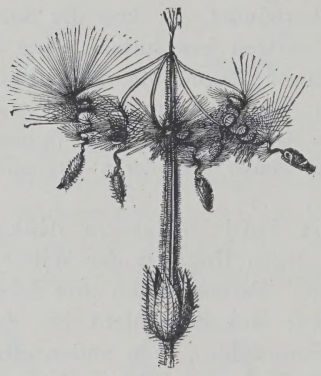


Fig. 562. Pelargonium.

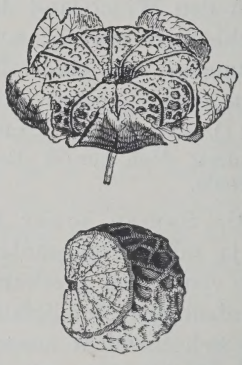


Fig. 563. Althaea.

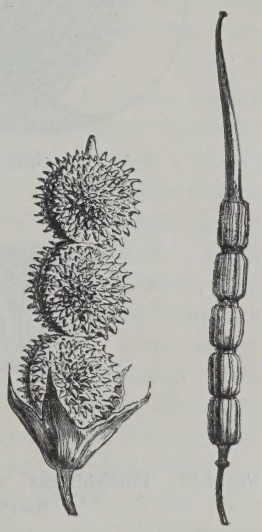
Fig. 560—563. Spaltfrüchte. (Baillon u. a.)

zigen Stempel hervor (während jedes einzelne Früchtchen [s. §. 326] der Sammelfrüchte von seinem eigenen, aus einem Fruchtblatt gebildeten Stempel abstammt).

A. Die Spaltfrucht besteht aus mehreren, in einer wagrechten Ebene liegenden Fruchtblättern, welche durch senkrechte Spalten als nussähnliche Teilfrüchte voneinander getrennt werden: in zwei Teilfrüchte bei den Umbelliferen (Fig. 561), Ahorn (Fig. 560), Galium (Fig. 583 *B*), Waldmeister (Asperula); in vier Teilfrüchte: Labiaten, Boraginaceen; in fünf Teilfrüchte: Pelargonium (Fig. 562); in eine grössere, unbestimmte Zahl von Teilfrüchten: Althaea, Malva (Fig. 563). Bei den allermeisten bleibt in der Mitte eine dünnere oder dickere Säule zurück, welche sich gelegentlich spaltet und Fruchtträger oder Fruchthalter (Carpophorum) genannt wird. — An diese Form der Spaltfrucht schliessen sich einige einsamige, elastisch aufspringende Kapseln mit septicidem Aufspringen an, bei welchen ebenfalls eine Säule in der Mitte (nach dem Abfallen der Klappen) stehen bleibt, z. B. bei Euphorbiaceen und Geranium (während Pelargonium und Erodium eine Spaltfrucht haben, Fig. 562).

B. Die Kammern der Gliederfrucht liegen übereinander und entstehen durch Querteilung. Zwischen den Samen einer langgestreckten mehrsamigen Frucht haben sich Querscheidewände (unechte Wände) gebildet, und meist ist die Frucht an diesen Stellen auch aussen eingeschnürt; bei der Reifung spalten sich diese Querwände und die einzelnen Glieder lösen sich voneinander los. — Hierher gehört z. B. die Gliederhülse (Ornithopus und andere Hedysareen Fig. 564, mehrere Mimosaceen) und die Gliederschote (Raphanus Raphanistrum Fig. 565, Meerkohl (Crambe) und andere Cruciferen).

351. Die Beere besitzt ein farbiges, durch und durch fleischiges oder in seinem äusseren Teile lederartig festes, nie aber beinhartes Pericarp. Bei den meisten findet sich eine festere äussere Haut, besonders bei so fleischigen Früchten wie der Weintraube, Solanum, Vaccinium und der Johannisbeere; noch fester ist diese Schale bei der Apfelsine und dem spanischen Pfeffer, am härtesten aber bei den Früchten der Cucurbitaceen (bei der Calabasse beinahe holzartig). Das Pericarp enthält bei der grossen Wahrscheinlichkeit ihrer Verbreitung in der Regel viele Samen; sie kommen dadurch leicht zur Aussaat, dass die Frucht gegessen wird und die Samen entweder direkt verstreut oder von Tieren verschluckt und darauf mit den Exkrementen unverdaut abgehen, oder dadurch, dass sie zu Boden fallen und verfaulen, so dass die Samen sich leicht voneinander trennen. Da nun der einzelne Same frei wird und daher gegen Witterung und die Angriffe kleinerer Tiere, ausserdem aber auch gegen die Einwirkung des Magensaftes eines geeigneten Schutzes bedarf, so ist die Schale gewöhnlich hart und dick. Manche Samen keimen leichter, wenn sie den Verdauungskanal passiert haben. In vielen Fällen schützen sich die Samen gegen die Angriffe von Tieren z. B. durch scharfen, bitteren Geschmack (Apfelsinensamen u. a.) oder durch giftige Stoffe. Flügel und ähnliche Verbreitungsvorrichtungen fehlen natürlich vollständig.



564 565

Fig. 564 u. 565. Gliederfrüchte. (Baillon.)

Das eigentlich Fleischige einer Beere ist nicht immer die Fruchtwand; bei Ribes ist es die fleischige Samenschale, bei der Gattung Citrus füllen grosse saftreiche Haare, welche von den Scheidewänden der Fruchtknoten ausgehen, die Beere aus. Bei den Beeren der Cacteen geht das Fruchtfleisch vorzugsweise von den Nabelsträngen aus.

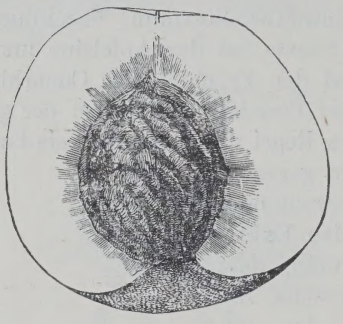
352. Die Steinfrucht hat eine farbige, fleischige äussere und eine beinharte innere Schicht (Fig. 566), den Stein; dieser letztere enthält, ebenso wie die Nuss, nur einen einzigen Samen. Da dieser durch den Stein genügend geschützt ist, so bleibt die Samenschale selbst nur dünn (Pflaume, Kirsche, Mandel, Olive, Wallnuss, deren grünes Fleisch sich vom Steine (der „Nuss“) ablöst; die Cocosfrucht, deren Fleisch von den vielen Gefässbündeln stark faserig und nur sehr wenig fleischig ist (Fig. 591).

In den meisten Fällen ist (wie in den angeführten Beispielen) nur ein Stein

mit einer Kammer vorhanden; in anderen Fällen aber kommen mehrere Steine mit je einer Kammer vor (Rhamnus und Sambucus haben drei, Ilex vier, Coffea zwei Steine, Fig. 567).

Sind die Steine sehr dick, so werden sie gewöhnlich mit Keimporen versehen, durch welche der Embryo auswachsen kann, z. B. bei vielen Palmen (Cocos Fig. 591).

353. Sammelfrucht und Fruchtstand. Unter einer Sammelfrucht versteht man eine Anzahl von Früchtchen, von denen jede aus einem einblättrigen Pistill entstanden ist und welche sämtlich aus einer Blüte hervorgegangen sind (Fig. 559). — Die Früchtchen sind Nüsse, z. B. bei Erdbeere und



566

567

568

Fig. 566. Pfirsichfrucht; das Fleisch ist entfernt, so dass der Kern freiliegt. — Fig. 567. Kaffeefrucht im Querschnitt. — Fig. 568. Ananas.

Ranunkel (Fig. 505); Steinfrüchte bei Himbeere, Brombeere und anderen Rubusarten; Balgkapseln (Fig. 559) bei Aquilegia, Illicium anisatum.

Ein Blütenstand wird zum Fruchtstand durch die Entwicklung der Stempel zu Früchten (z. B. Weintraube). Viele Fruchtstände bilden ein Ganzes, welches in seinem Aussehen einer Einzelfrucht gleicht; solche Fruchtstände heissen Scheinfrüchte. Beispiele sind: die Feige (biologisch eine Beere, morphologisch ein Fruchtstand mit kleinen Steinfrüchten, welche in der hohlen und fleischigen Hauptachse eingeschlossen sind, Fig. 580); die Maulbeere (Ähre mit fleischigem Perigon, Fig. 581); Ananas (Fig. 568) und Brotfrucht.

Kap. 55. Die Aussaat.

354. Für die Erhaltung der Art wird nicht nur dadurch gesorgt, dass sich die Individuen fortpflanzen und nach ihrem Tode Nachkommenschaft hinterlassen (Kap. 45, 46), sondern auch dadurch, dass die Nachkommenschaft ausgesät und über ein möglichst grosses Areal verbreitet wird und so das Wachstumsgebiet und die Herrschaft der Art auf der Erde erweitert. Je vollkommener die Nachkommenschaft in dieser Richtung ausgerüstet ist, um so besser für die Art. Doch finden wir hier ausserordentlich grosse Verschiedenheiten, und manche Arten sind ganz wesentlich besser für ihre Ausbreitung ausgerüstet als andere. Ferner bestehen grosse Unterschiede in der Art und Weise, in welcher die Aussaat der Vermehrungsorgane vor sich geht. Einzig die Schwärmsporen werden durch Eigenbeweglichkeit verbreitet. Hauptsächlich sind im übrigen die folgenden Kräfte wirksam: Wind, Wasser, Gewebespannungen und ähnliche mechanische Mittel, Tiere und Menschen.

355. Verbreitung durch den Wind. Organe, welche der Wind mit sich führen soll, müssen relativ leicht sein; das erreichen sie auf verschiedene Weise.

A. Im einfachsten Falle handelt es sich um sehr kleine, sogar staubfeine Körnchen; daher ist der Wind auch das wichtigste Beförderungsmittel für alle Sporen, Conidien usw. der Kryptogamen, also Organe, welche sich lange Zeit in der Luft schwebend erhalten können. Die Grösse dieser Körperchen ist gewöhnlich ausserordentlich gering und beträgt oft nur wenige μ (d. h. ein Tausendstel eines Millimeters) im Durchmesser. Auch viele vegetative Zellen werden mit Hilfe des Windes verbreitet. Die weite, zum Teil sogar kosmopolitische Verbreitung vieler mikroskopischer Algen (Desmidiaceen, Diatomeen u. a.), Bakterien, Hefen und dergl. hängt ganz sicher unmittelbar mit den Luftströmungen zusammen. Auch die Verbreitung der Erreger gewisser ansteckender Krankheiten geschieht durch die Luft. Man hat in den letzten Jahrzehnten viele Analysen des Keiminhalts der Luft aus hygienischen Gründen und nach verschiedenen Methoden angestellt; diese Untersuchungen haben gezeigt, dass fast überall in der Luft lebende entwicklungsfähige Keime vorhanden sind. Die in der Luft suspendierten Staubpartikeln sind mit Keimen der verschiedensten Art (Bakterien, Hefen, Conidien und Pilzsporen) reich gemengt. Die Bakteriologen müssen daher ständig die peinlichste Vorsicht gebrauchen, um ihre Reinkulturen vor anderen fremden Organismen zu bewahren, und auch der Chirurg kämpft stetig mit den Organismen der Luft. Am reinsten ist die Luft über den grossen Meeren und im Hochgebirge (Pasteur; vergl. S. 362 u. 363).

Auch die Samen vieler Phanerogamen sind so klein, dass sie leicht vom Winde fortgetragen und verstreut werden (die Orchideen, Pirola, Monotropa, Drosera usw.). Es gibt Samen, welche nur 0,000000565 g wiegen. Bei einigen solcher kleiner Samen hebt sich die äusserste Schicht der Samenschale ab und bildet einen losen weiten „Luftsack“ um den Inhalt des

Samens. Von der Art und Weise, wie die Samen aus den Kapseln herausgeschüttelt werden, war oben die Rede.

In anderen Fällen, in welchen der zu befreiende Körper grösser ist, wird er relativ leichter gemacht, so dass er sich lange Zeit in der Luft schwebend erhalten kann, oder auch es wird seine Oberfläche, und damit die Angriffsfläche für den Wind, durch Ausstattung mit Haaren oder Flügeln relativ vergrössert.

B. Haare. Sowohl Samen als Nüsse sind in sehr vielen Fällen behaart. Die Haare sind mit Luft gefüllt und erscheinen daher weiss. Sie breiten sich bei trockenem Wetter, wenn der Zeitpunkt für die Aussaat gekommen ist, aus, schliessen sich aber häufig bei feuchtem Wetter zusammen, wie man es z. B. deutlich an der Haarkrone (Pappus) der Früchte von Valeriana und der Compositen sehen kann.

Samen mit „Samenwolle" auf der ganzen Oberfläche der Schale hat der Baumwollstrauch (Gossypium), dessen Haare auf S. 237 besprochen wurden. — Die Samenwolle kann auch von bestimmten Teilen der Schale ausgehen. z. B. vom Funiculus: Weide, Pappel (Fig. 573); von der Chalaza: Epilobium (Fig. 574), Myricaria; von der Mikropyle; Asklepiadeen, Apocyneen. — Nüsse mit Flughaaren an der Stelle des Kelches oder des Perianths finden wir bei vielen

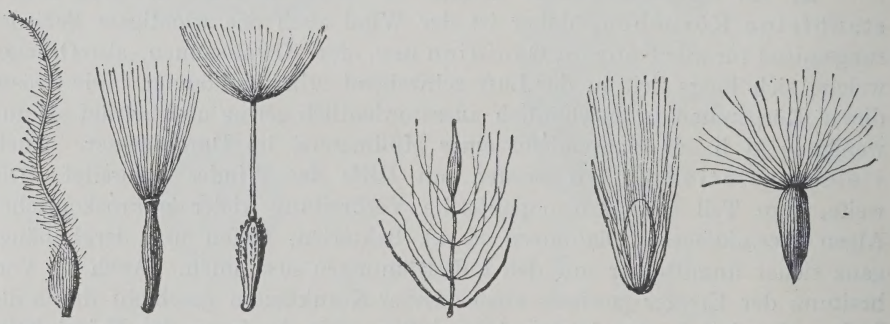
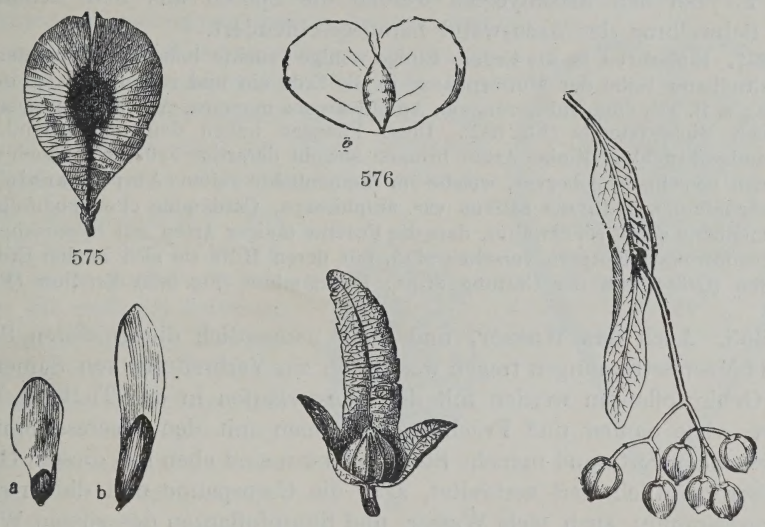


Fig. 569—574. Samen und Früchte mit Haaren. (Wossidlo.)

Compositen (Fig. 570, Senecio; Fig. 571, Taraxacum u. a.), Valerianaceen, Eriophorum; am Stiel: Typha (Fig. 572). Der Griffel wächst zu einem langen, federförmigen behaarten Körper aus, z. B. bei Clematis (Fig. 569), Pulsatilla, Dryas.

C. Flügel nennt man dünne, blattartige Auswüchse an Früchten oder Samen, welche bewirken, dass diese letzteren beim Herabfallen in der Luft in drehende, schwebende Bewegung kommen und sich langsam herabsenken, so dass der Wind sie auf weitere Strecken fortführen kann. Geflügelte Samen (welche bei den Angiospermen immer von Kapselfrüchten stammen), haben: Fichte (Fig. 577 *a*), Kiefer und andere Nadelhölzer, Linaria vulgaris, Spergularia usw.; geflügelte Nüsse („Flügelfrüchte"): Ulme (Fig. 575), Ahorn (welcher ausserdem spaltfrüchtig ist) (Fig. 560), Esche (Fig. 577 *b*),

Birke (Fig. 576). In anderen Fällen werden die Flügel nicht von der Frucht selbst gebildet, sondern von anderen Teilen, welche als Flugapparate in den Dienst der Frucht treten, z. B. von Hochblättern; so hat die Linde eine ungeflügelte Nuss, besitzt aber in dem mit dem Stiele verwachsenen grossen dünnen Hochblatt (Fig. 579) einen Flugapparat; ebenso liegen die Verhältnisse bei der Hainbuche (Carpinus, Fig. 578). Solche Flügelsamen und Flügelfrüchte findet man besonders bei hochwachsenden Pflanzen, besonders Bäumen und Lianen. Von unseren einheimischen Baumarten besitzen fast alle solche Verbreitungsmittel in Form von Flügeln oder Haaren: Birke,



575 576 577 578 579

Fig. 575—579. Geflügelte Früchte und Samen.

(Erle), Hainbuche, Ulme, Weide, Espe (Pappel), Esche, Ahorn, Linde, Kiefer, Fichte (während die meisten anderen Bäume und die Sträucher fleischige Früchte haben). Aus den Figuren ist leicht zu ersehen, dass die Flügel nach verschiedenen Typen auftreten und dass der Schwerpunkt jeweils an verschiedenen Stellen liegt; je nach diesen Besonderheiten führen die geflügelten Teile auch verschiedene Bewegungen aus.

D. Wir kennen auch andere Mittel, welche dazu dienen sollen, Früchte oder Samen leichter zu machen, z. B. Kelche, welche bei der Reifung der Frucht aufgeblasen und lufterfüllt werden (Trifolium fragiferum, Anthyllis vulneraria usw.) oder die Ausbildung anderer lufterfüllter Hohlräume (Valerianella auriculata beispielsweise hat in der Frucht zwei solcher leeren Kammern).

356. Schleuderfrüchte. Einige Früchte sind elastisch aufspringende Kapseln; wenn der durch Gewebespannungen entstandene innere Druck durch einen Stoss oder dergleichen ausgelöst wird, so springt die Frucht explosionsartig auf und die Samen werden herausgeschleudert. Die Spannung wird durch Austrocknen zustande gebracht, z. B. bei Cardamine, Geraniaceen, Euphorbiaceen (Euphorbia, Mercurialis, Hura u. a.),

bei vielen Hülsen, z. B. der Erbse. Hier mag auch an die hygroskopischen Sporen von Equisetum erinnert werden (Fig. 408, S. 422). Die Fruchtklappen mehrerer Violaarten üben beim Austrocknen einen Druck auf die an ihnen stehenden Samen aus, so dass diese nacheinander herausgepresst werden und weit fortfliegen. Durch Turgor wird die Bewegung in anderen Fällen (bei fleischigen Früchten) hervorgerufen, z. B. bei den Cucurbitaceen Ecballium elaterium, Cyclanthera und Momordica; ebenso bei Impatiens noli tangere (Fig. 411 S. 423) und Oxalis (der Springmechanismus ist hier in die Samenschale verlegt). Vergleiche über diese Erscheinung S. 421 ff. Bei den Ascomyceten werden die Sporen aus den Schläuchen durch Schwellung der Ascuswand herausgeschleudert.

357. Einbohren in die Erde. Einige wenige Früchte bohren sich bei der Reife in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze in die Erde ein und reifen dort (geocarpe Früchte), z. B. Trifolium subterraneum, Amphicarpaea monoica, Arachis hypogaea, zum Teil auch Viola odorata (Fig. 532). Diese Pflanzen haben dementsprechend meist wenigsamige Früchte. Einige Arten bringen sowohl derartige Früchte als auch andere von ihnen verschiedene hervor, welche im Sonnenlichte reifen (Amphicarpie), z. B. Vicia angustifolia, Lathyrus sativus var. amphicarpa, Cardamine chenopodifolia. Im Zusammenhang damit sei erwähnt, dass die Früchte einiger Arten mit hygroskopischen schraubenförmigen Körpern versehen sind, mit deren Hilfe sie sich in den Erdboden einbohren (Gräser aus der Gattung Stipa; Pelargonium (Fig. 562), Erodium (Fig. 410 S. 423).

358. Auch **das Wasser,** und zwar namentlich die grösseren Ströme und die Meeresströmungen tragen wesentlich zur Verbreitung von Samen bei. Viele Gebirgspflanzen werden mit den Wasserläufen in das Tiefland herabgeführt; viele Samen und Früchte schwimmen mit den Meeresströmungen weite Strecken fort, und manche Strandpflanzen sind eben aus diesem Grunde so ausserordentlich weit verbreitet, z. B. die Cocospalme und die Arten der Mangrovesümpfe; auch viele Wasser- und Sumpfpflanzen des süssen Wassers verbreiten sich durch Vermittlung des Wassers. Im Bau von Samen und Früchten, welche auf den Transport durch Wasser eingerichtet sind, finden wir folgende Besonderheiten:

1. Das Schwimmen wird ihnen a) durch lufterfüllte Räume ermöglicht, welche das Gesamtgewicht verringern. Solche Räume finden sich sowohl im Gewebe der Schale (Schwimmgewebe), als auch zwischen den verschiedenen Teilen des Samens oder der Frucht; sie können luftführende Zellen oder Intercellularräume sein (Menyanthes, Alisma Plantago, Sium angustifolium, Calla palustris, Caltha, Potamogeton u. a.). b) Einige haben eine fettige Oberfläche (Myosotis palustris u. a.).

2. Zum Schutz gegen die Einwirkung des Wassers und gegen Verletzungen in der Brandung dienen dicke, harte Samenschalen oder Pericarpe.

Die Cocosnuss ist ein gutes Beispiel für eine an Wassertransport angepasste Frucht. Sie wird relativ leicht teils durch das lufthaltige Sameneiweiss, teils durch die Lufträume in der Faserschicht; ihr Same ist ausser durch diese letztere noch durch den harten Stein ausgiebig geschützt (Fig. 591). Ähnlichen Bau zeigen einige andere Palmenfrüchte (Lodoïcea Seychellarum oder Meer-Cocosnuss und Nipa).

Die Samen einer westindischen Mimose, Entada scandens, sind ein typisches Beispiel für einen Samen, welcher durch Wasser oft sehr weit transportiert wird. Sie stranden oft, vom Golfstrom getragen, an den westlichen Küsten Nordeuropas und

können sogar nach dieser langen Reise noch keimfähig sein. Die Schale ist ausserordentlich hart; der Samen wird durch einen Luftraum zwischen den Kotyledonen wesentlich leichter. Mit ihnen kommen auch die Samen einiger anderer Pflanzen herüber, z. B. der Leguminosen Guilandina Bonducella, Mucuna urens usw.

359. Die Ausbreitung durch Tiere und Menschen geschieht namentlich auf drei Arten, einmal dadurch, dass die Samen verzehrt werden, namentlich wenn fleischige Teile mit den Samen verbunden sind (endozoïsche Verbreitung), zweitens dadurch, dass Tiere absichtlich Samen und Früchte wegschleppen und verbreiten, weil diese ihnen zur Nahrung dienen (synzoïsche Verbreitung), oder drittens dadurch, dass sich die Samen mechanisch an Tieren und Menschen festheften und von diesen unbewusst mit fortgetragen werden (epizoïsche Verbreitung).

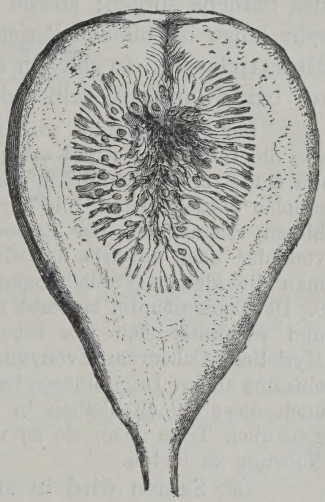


Fig. 580. Feige. (Baillon.)

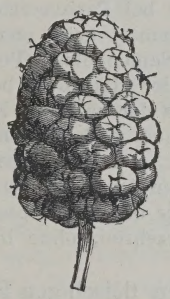


Fig. 581. Maulbeere. (Baillon.)

A. Endozoïsche und synzoïsche Verbreitung. Wie wir oben gesehen haben, können wir zweierlei fleischige Früchte unterscheiden, Beeren und Steinfrüchte. Ferner gibt es eine Reihe von Beispielen dafür, dass Nüsse mit fleischigen Pflanzenteilen ein Ganzes bilden und zusammen verzehrt werden, z. B. Rosa (der Achsenbecher wird fleischig), Fragaria (der Blütenboden ist fleischig), Morus (fleischiges Perigon, Fig. 581), Ficus (Achse des Fruchtstandes, Fig. 580), Elaeagnaceae (der untere Teil des Perigons, Fig. 582), Anacardium (Blütenstiel, s. S. 507). Ebenso wie bei der Blütenbestäubung werden die Tiere (hier meist Vögel und Affen) durch die Nahrung angelockt und durch die Farbe, gelegentlich auch durch den Geruch, geleitet. Das Fruchtfleisch enthält nämlich Stärke, Zucker, seltener Öl oder andere nährende und wohlschmeckende Stoffe, welche wohl unmittelbar von geringem Wert für die Keimung des Samens sind, mittelbar aber hohen Nutzen durch die Anlockung von Tieren gewähren.

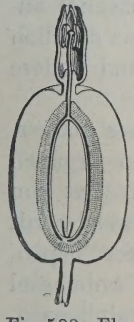


Fig. 582. Elaeagnus (Baillon).

Farbe und Geruch stellen sich erst ein, wenn die Frucht zur Reife kommt. — Beeren, welche zum Transport und zur Verbreitung durch Vögel bestimmt sind, werden lebhaft bis intensiv gefärbt (rot, schwarz usw.), sind aber oft geruchlos; sie sind rot z. B. bei Ribes, Vaccinium Vitis idaea, Berberis, Vogelbeere; schwarz: Vaccinium Myrtillus, Rhamnus Frangula und cathartica. Andere Früchte,

welche durch Insekten transportiert werden, sind häufiger mit Geruch ausgestattet, manchmal aber ungefärbt.

In vielen Fällen werden die fleischigen Früchte noch auffälliger dadurch, dass sie nach dem Laubabwurf am Baume sitzen bleiben (Vogelbeeren im Winter u. a.).

Die Samen einiger Kapselfrüchte sind mit einem Samenmantel (Arillus) versehen, d. h. mit einem fleischigen Körper, welcher sie mehr oder weniger vollständig einhüllt und welcher gewöhnlich gefärbt (rot, gelb) ist; sie werden dadurch auffällig und locken Tiere an, welche den Samenmantel verzehren und damit gleichzeitig für die Verbreitung des Restes des Samens sorgen; solche Samen bleiben im Gegensatz zu anderen Samen sehr lange im offenen Pericarp sitzen, ohne herauszufallen, z. B. Evonymus, Muscatpflanze. In solchen Fällen ist oft auch die Kapsel selbst gefärbt (z. B. rot bei Evonymus, gelb bei der Muscatpflanze).

Der Samenmantel wird gebildet: 1. vom Nabelstrang und der gleichen Region wie die Integumente und wächst allseitig wie ein Integument um die Samenanlage in die Höhe, z. B. Nymphaea, Taxus, Bixa, Passiflora; auch die einseitigen, als „Strophiolae" bezeichneten Bildungen bei Papaveraceen, Fumariaceen u. a. lassen sich hierzu rechnen. 2. Der Samenmantel geht von der Mikropyle aus und legt sich von hier nach abwärts um die Samenanlage (Polygala). Als „Caruncula" bezeichnet man die kleinen Verdickungen der Mikropyle bei Euphorbiaceen u. a. (Fig. 543). — 3. Der Samenmantel entsteht aus der zwischen Nabel und Mikropyle liegenden Partie und verbreitet sich von hier aus nach beiden Seiten hin, z. B. „Muscatblüte" der Myristica, Celastrus, Evonymus. — Abrus precatorius, Adenanthera pavonina und einzelne andere Leguminosen haben Samen mit scharlachroter und schwarzer Zeichnung; auch diese Samen bleiben in der offenen Kapsel sitzen. Sie verleiten damit wahrscheinlich Tiere dazu, sie zu verzehren, ohne ihnen, hartschalig wie sie sind, eine Nahrung zu bieten.

Der Samen wird in allen fleischigen Früchten gegen die Einwirkungen des Magensaftes entweder durch eine harte Samenschale (Beere) oder durch einen dicken Stein (Steinfrüchte) geschützt.

Die Sporen mancher Kryptogamen werden durch Fliegen verbreitet, z. B. Stinkmorchel (Phallus) und Verwandte, Mutterkorn (die Conidien des Sphaceliastadiums, Fig. 225 S. 183) und die Pyknidensporen der Rostpilze. Die Fliegen werden durch eine Flüssigkeit („Honigtau" bei Sphacelia) angelockt und durch den Geruch geleitet. Die Fliegen sind hier ganz deutlich die Träger der Infektion; in gleicher Weise können Bakterien und andere Infektionskeime durch Insekten verbreitet werden.

Die Insekten transportieren viele Früchte des Fruchtfleisches halber. Myrmekochoren werden von Sernander Pflanzen mit besonderen Organen genannt, welche von Ameisen aufgesucht und transportiert werden (Art von synzoïscher Verbreitung.) Diese Organe sind Samen und Früchte, welche mit fetthaltigen Anhängseln versehen sind. Man unterscheidet mehrere Typen, jenachdem die fetten Öle in der Schale oder in einem besonderem Anhängsel deponiert sind. Die Myrmekochoren sind besonders Wald- und Ruderalpflanzen.

Viele grosse und schwere Früchte wie die der Eiche, des Haselstrauchs, der Kastanie und Buche besitzen keine besonderen Verbreitungsmittel; sie werden indessen von Tieren (Eichhörnchen, Mäusen, Krähen usw.) gesucht und fortgeschleppt, wobei die eine oder andere Frucht verloren

gehen kann, oder sie werden in der Erde zum Winterverbrauch geborgen und dann vergessen. Das Eichhörnchen trägt zweifellos ganz wesentlich zur Verbreitung des Haselstrauchs bei.

B. Epizoïsche Verbreitung. Samen, Früchte, ganze Pflanzen, Zweige usw. bleiben an Tieren oder Menschen hängen und werden von diesen mit fortgeschleppt, um gelegentlich zu Boden zu fallen und Wurzel zu fassen. Das Hängenbleiben selbst geschieht besonders auf zweierlei Weise, durch Hak- und durch Klebvorrichtungen.

a. Hakvorrichtungen. Samen sind mit solchen fast nie ausgerüstet, weil sie nur in seltenen Fällen dazu kommen können, sich festzuhaken; um so häufiger sind solche Vorrichtungen bei Nüssen, z. B. Galium (Fig. 583 *B*), Asperula, Bidens (Fig. 583 *A*), Cynoglossum, Geum (der auswachsende Griffel erhält an seiner Spitze einen Haken), Circaea (Fig. 583 *D*), Arten von Medicago, Umbelliferen (Daucus, Torilis, Caucalis), und viele tropische Pflanzen.

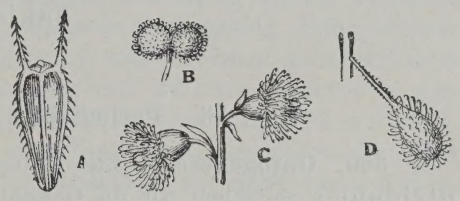


Fig. 583. Früchte mit Hakvorrichtungen. (Warming.)

In einigen Fällen sitzen die Haken nicht auf der Frucht selbst, sondern an einer diese umgebenden Hülle, z. B. am Achsenbecher bei Agrimonia (Fig. 583 *C*), am Hüllkelch bei Lappa und Xanthium, an sterilen Trieben bei einigen Gräsern u. a., am Kelch (Marrubium u. a.). Früchte mit Widerhaken finden sich durchgehend nur bei niedrig wachsenden Pflanzen, welche an Wiesenpfaden, an Wegen, Wasserstellen u. dgl. wachsen, so dass sie sich leicht an vorübergehenden Tieren und Menschen anheften können.

b. Klebvorrichtungen, wie Drüsenhaare, sind weniger verbreitet. Die Früchte von Linnaea sind von zwei mit Drüsenhaaren besetzten Fruchtblättern umschlossen, mit deren Hilfe sie sich an Vögeln festheften und von diesen verschleppt werden.

Mit der Erde und dem Schlamm, welcher an den Federn und Füssen von Wasservögeln festsitzt, werden häufig Samen von Wasserpflanzen verschleppt. Auch ohne besondere Haftvorrichtungen bleiben viele kleine Samen am Federkleide der Vögel hängen. Wasserinsekten tragen wohl auch zur Verbreitung von Algen und ähnlichen kleinen Wasserpflanzen von einem Wasserbecken zum anderen bei. Auch die grossen Grasfresser (Renntier, Moschusochse usw.) oder Raubtiere (Wolf, Fuchs usw.) tragen zur Verbreitung der an ihrem Pelz sich festhängenden Pflanzenteile bei.

Auch die Rolle des Menschen bei der Verbreitung der Pflanzen verdient besonders hervorgehoben zu werden; die menschlichen Verkehrsmittel, Handel, Landwirtschaft usw. tragen ja in einem ganz ausserordentlichen Masse dazu bei, bestimmte Pflanzen, insbesondere zählebige Unkräuter zu verbreiten. So sind zahlreiche Pflanzen von Amerika nach Europa (Oenothera biennis, Mimulus luteus, Erigeron canadense u. a.) und umgekehrt von Europa nach Amerika gewandert (z. B. Plantago major u. a.).

Elfter Abschnitt.

Lebenslauf der Pflanze und Abhängigkeit von äusseren Faktoren.

Kap. 56. Periodicität im Leben der Pflanze.

360. Ontogenese. Unter Ontogenese[1]) oder Entwicklung des Individuums verstehen wir die Gesamtheit aller Entwicklungsphasen, welche das einzelne Individuum von seinen frühesten Anfängen an bis zum höchsten Grade seiner Entwicklung durchläuft. Hierbei wird oft nur an die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zur erwachsenen Pflanze (resp. Tier) gedacht; im weiteren Verstande aber umfasst die Ontogenese die gesamte individuelle Entwicklung, sowohl bei geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Im allerweitesten Sinne aber umschliesst die Ontogenese den ganzen Lebenslauf der Pflanze von den frühesten Anfängen bis zum Tode.

Der typische Verlauf der Ontogenese ist im wesentlichen durch die Organisation gegeben. Die verschiedenen Stadien der Entwicklung eines Organismus folgen aufeinander in feststehender, durch die Organisation selbst bestimmter Ordnung. Äussere Faktoren können den Gang der Entwicklung beschleunigen, verzögern oder ganz unmöglich machen oder auch ihn auf dieser oder jener Stufe zum Stillstand bringen; so können z. B. ungenügende Wärme, zu schwache Beleuchtung oder allzu grosse Feuchtigkeit in vielen Fällen die Entwicklung von Blüten verhindern. Der Gang der Entwicklung selbst aber, ihr „Grundplan", ist von äusseren Faktoren unabhängig oder zum wenigsten nicht unmittelbar abhängig.

361. Die Phasen des Lebenslaufs. Denken wir uns ein Bakterium in einer stetig erneuten Nährflüssigkeit von unveränderlicher Zusammensetzung bei konstanter Temperatur, andauernder Dunkelheit usw., kurz gesagt, unter konstanten Lebensbedingungen, so dürfen wir voraussetzen, dass das Bacterium nach einiger Zeit sich teilen wird; die Tochterzellen wachsen heran und teilen sich ebenfalls u. s. f. Die Zellteilung ist offenbar eine Folge von Wachstum und Ernährung und von dadurch hervorgerufenen Veränderungen der im Inneren der Zelle herrschenden Zustände, welche periodisch

[1]) ὄν Wesen; γένεσις Entstehung.

wechselnde Erscheinungen hier also ohne die geringsten Änderungen der äusseren Faktoren eintreten. Im Lebenslauf solcher Bakterien (Wachstum, Teilung, darauf Wachstum und Teilung der neuen Individuen u. s. f.) sind also Natur und Reihenfolge der Phasen nicht von einer Periodicität äusserer Faktoren abhängig. Ganz ebenso liegen die Verhältnisse etwa bei einem Schimmelpilz; sät man eine Phycomyces-Spore auf eine stetig erneuerte Nährflüssigkeit aus, so beobachtet man folgende Phasen: Keimung, Wachstum, Sporenbildung, darauf Keimung, Wachstum und Sporenbildung der neuen Individuen, dann wieder Keimung, Wachstum u. s. f. Und nehmen wir eine der vielen kleinen einjährigen Pflanzen, welche im Laufe eines Sommers mehrere Generationen hervorbringen können, so werden auch hier die Phasen des Lebenslaufs: Keimung, vegetative Entwicklung, Blüte, Samenbildung, und darauf wieder Keimung u. s. f. der Ausdruck periodischer Veränderungen in inneren Zuständen der Pflanze, nicht aber eine Folge periodischer Veränderungen äusserer Faktoren sein. Und so ist es überall: die Phasen des Lebenslaufs sind bei allen Organismen wesentlich durch die Organisation gegeben, ebenso wie beim Menschen, wo embryonales Leben, Kindheit, Jünglingsalter, Mannesalter und Greisenalter nur der Ausdruck eines von Jahreszeiten und sonstigen Änderungen in den äusseren Faktoren unabhängigen Entwicklungsganges sind. Die verschiedenen Phasen im Lebenslauf einer Pflanze gehen gewöhnlich so allmählich in einander über, dass eine scharfe Abgrenzung meist nicht durchzuführen ist. Doch lassen sich oft deutlich folgende Phasen unterscheiden: 1. Keimung resp. Ausschlagen der Knospen, 2. vegetative Perioden, 3. Perioden der Blüte oder allgemeiner der Fortpflanzung, 4. Reife (mit embryonalem Leben), 5. Ruhezustände. Wo grössere Unterschiede zwischen den Jahreszeiten hervortreten, oder in Gegenden mit ausgeprägter Winter- oder Trockenzeit treten diese Phasen bei Holzpflanzen und mehrjährigen Kräutern gewöhnlich zu bestimmten Jahreszeiten ein, so dass alle Phasen zusammen eine jährliche Periode bilden, welche auf den ersten Blick in unmittelbarem Zusammenhang mit dem periodischen Wechsel der äusseren Faktoren im Laufe des Jahres zu stehen scheint. In Wirklichkeit liegen die Dinge nicht so einfach; wir haben hier eine Anpassungserscheinung vor uns, welche sich darin äussert, dass die verschiedenen Phasen jeweils zu dem für die betreffende Art günstigsten Zeitpunkt eintreten. Denn wo der Unterschied zwischen den Jahreszeiten nur gering ist wie in manchen immerfeuchten tropischen Gegenden, finden wir ganz die gleichen Phasen, aber hier ziemlich unabhängig von den Jahreszeiten, und es können sogar verschiedene Triebe auf ein und demselben Baume je in einer anderen Phase stehen, z. B. der eine in der des Knospenausschlags, ein anderer in der Samenbildung und wieder ein anderer im Ruhezustand. Im folgenden wird weiter hiervon die Rede sein; hier wollen wir erst die Beeinflussungen des Pflanzenlebens durch periodische Änderungen der äusseren Faktoren behandeln.

362. Periodische Änderungen der äusseren Faktoren. Da die verschiedenen Lebenserscheinungen von äusseren Faktoren abhängig sind, so werden

periodische Änderungen dieser letzteren natürlich periodische Änderungen der Lebenstätigkeit und besonders deren Intensität zur Folge haben. Namentlich im 6. und 7. Abschnitt haben wir zahlreiche Beispiele dafür gegeben, dass die im Laufe des Tages wechselnden Beleuchtungs-, Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse tägliche Schwankungen im ganzen Verhalten der Pflanze hervorrufen können. Hierher gehört die Anhäufung von Stärke in den Blättern bei Tage und die Entleerung der Blätter während der Nacht (S. 303); ebenso die täglichen periodischen Veränderungen in der Intensität des Wachstums und der Transpiration (S. 415 und 367), ferner die Schlafbewegungen, bei welchen indessen Nachwirkungen die Verhältnisse wesentlich komplizieren (S. 435). Selbstverständlich müssen im Pflanzenleben auch jährliche Schwankungen in Gegenden sich bemerkbar machen, wo grosse Gegensätze zwischen den Jahreszeiten herrschen. Unser Winter drückt notwendigerweise ebenso wie die Trockenperiode vieler tropischer Gegenden der Vegetation ein sehr auffallendes periodisches Gepräge auf. Immerhin müssen wir, wie wir bereits oben gesehen haben, hierbei zwei verschiedene Erscheinungen trennen. Bei Pflanzenformen, deren Entwicklungsgang so kurze Zeit in Anspruch nimmt, dass in einem einzigen Jahre mehrere Generationen hintereinander entstehen, äussert sich die Jahresperiode nur darin, dass die Lebenstätigkeit im Winter oder der trockenen Zeit aufhört oder doch stark herabgestimmt wird und mit Eintritt günstigerer Jahreszeiten wieder einsetzt. Hierher gehören nicht wenige einjährige Pflanzen sowie Schimmelpilze und überhaupt Mikroorganismen; auch unsere wintergrünen Pflanzen (z. B. Bellis perennis, Winterweizen, Roggen usw.) sind hier zu nennen. Die bei allen diesen Pflanzen durch die Winterkälte bewirkte Herabstimmung oder Unterbrechung der Lebenstätigkeit ist eine unmittelbare Folge der im Winter herrschenden ungünstigen äusseren Faktoren. Bringen wir nämlich solche in gezwungener Untätigkeit befindlichen Pflanzen, deren Sporen oder Samen in Wärme und Feuchtigkeit, z. B. in das Gewächshaus, so wird bald die volle Lebenstätigkeit wieder aufgenommen. Nicht so einfach liegen die Dinge bei den Holzpflanzen und den mehrjährigen Kräutern, deren sogenannte Winterruhe nicht zu jeder Zeit durch günstige Faktoren aufgehoben werden kann, eben gerade, weil diese Ruhe nicht eine unmittelbare Folge von Kälte oder Trockenheit ist (s. § 373).

Daraus ergibt sich, dass wir unterscheiden müssen zwischen 1. der durch innere Ursachen in der Pflanze bedingten Periodizität, welche sich unter anderem in den Entwicklungsphasen des Lebenslaufs zu erkennen gibt, und 2. den durch Schwankungen in den äusseren Faktoren bedingten Perioden mit grösserer oder geringerer Intensität der physiologischen Prozesse. Im folgenden wird der Lebenslauf, insbesondere der höheren Pflanzen behandelt, während im nächsten Kapitel allgemein vom Einflusse der äusseren Faktoren auf das Pflanzenleben die Rede sein soll.

363. Keimung. Bei Erfüllung gewisser Bedingungen (Feuchtigkeit, geeigneter Temperatur usw., vergl. § 365) tritt Keimung des untätigen Samens ein. Unter Keimung verstehen wir die Entwicklung des Embryos zur Keim-

pflanze, welche auf Kosten der dem Samen mitgegebenen Reservenährstoffe geschieht. Das erste Organ, welches bei der Keimung aus der Samenschale hervortritt, ist in der Regel die Keimwurzel; darauf folgen die Keimachse und zuletzt die Kotyledonen. Im übrigen kommen sehr grosse Verschiedenheiten in den Formen der Keimpflanzen vor, nach welchen man eine Reihe von Typen aufstellen kann. Es handelt sich hauptsächlich darum, ob die Kotyledonen oberirdisch sind, d. h. ob sie über die Erdoberfläche heraus an das Licht treten, oder ob sie in der Samenschale eingeschlossen unter der Erdoberfläche bleiben[1]). Im ersteren Falle ergrünen sie und können dann wesentlich grösser werden und als Laubblätter fungieren, im zweiten Falle sind sie farblos und dienen als Saug- und Speicherorgane.

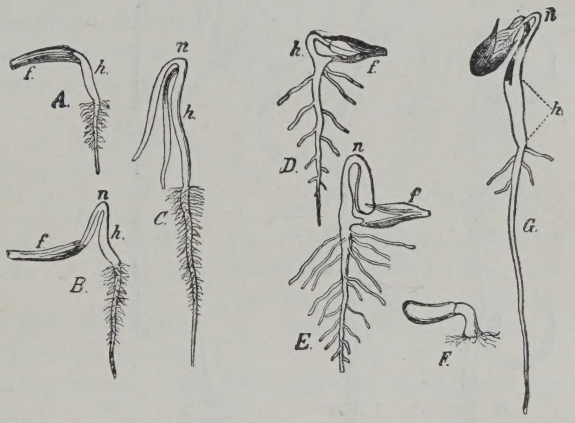


Fig. 584. Keimpflanzen. *A*—*C* Scorzonera humilis. *D*, *E* Cucurbita Pepo. *F* Clintonia pulchella (Lobeliaceae). *G* Smyrnium Olusatrum (Umbelliferae). (G. Klebs.)

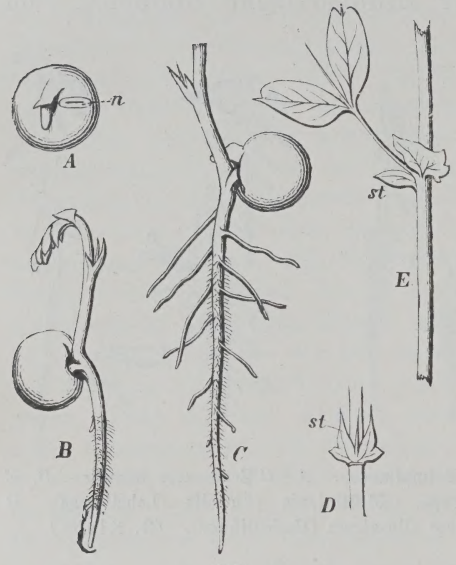
Folgende Stufen können wir unterscheiden: 1. Kein Sameneiweiss. Die Keimblätter fungieren zuerst als Nahrungsspeicher, werden danach zu Laubblättern ausgebildet (Cruciferen, Cucurbita, viele Papilionaceen u. a.). 2. Kein Sameneiweiss. Die Keimblätter treten ans Licht, ergrünen, werden aber nicht zu Laubblättern und schrumpfen bald ein, nachdem ihre Nahrungsreserven verbraucht sind (Phaseolus vulgaris). 3. Kein Sameneiweiss. Die Keimblätter sind nur Speicherorgane. 4. Sameneiweiss vorhanden. Die Keimblätter sind zuerst Saugorgane und Speicherorgane, später Laubblätter. 5. Sameneiweiss vorhanden. Die Keimblätter sind nur Saugorgane.

Folgende Beispiele wollen wir eingehender betrachten:

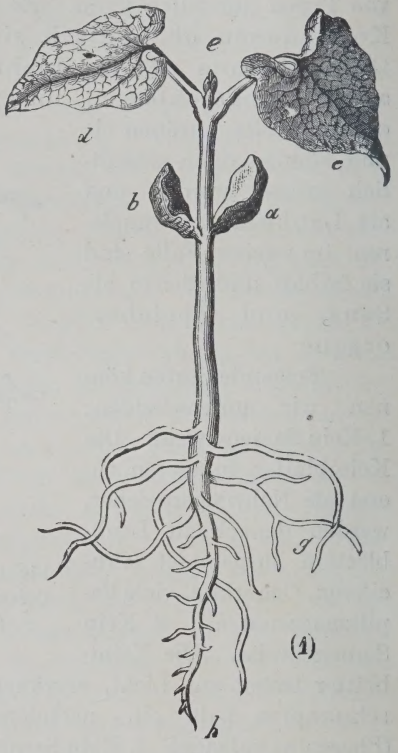
A. Dikotyle und Nadelhölzer haben meist (2 — mehrere, kreuzständige) ovale, elliptische oder lanzettförmige, bei den Nadelhölzern lineale, ganze und ganzrandige Kotyledonen. Sie sind in den allermeisten Fällen oberirdisch (epigäisch). Meist ist die Keimachse in spitzem Winkel umgebogen (sie nutiert) und erleichtert mit dieser Einrichtung dem Keimling das Vordringen durch den Boden (Fig. 584 *A*—*C*); bei der Kürbispflanze hilft eine keilförmige Anschwellung am Wurzelhalse dazu, die beiden Schalen-

[1]) Jene werden epigäische, diese hypogäische genannt (γῆ, Erde; ἐπί, auf ὑπό, unter).

klappen auseinanderzusperren. In anderen Fällen werden die Kotyledonenstiele selbst knieförmig gebogen (Fig. 584 *G*). Meist wächst die Keimwurzel kräftig heran und wird in kurzer Zeit verhältnismässig lang. Doch gibt es auch Fälle, in welchen sie lange Zeit kurz bleibt; dann bildet sich am Wurzelhalse ein Kranz von langen Haaren, welche zur vorläufigen Be-



585



586

Fig. 585. Keimende Erbse (Pisum sativum), natürliche Grösse. *A* die Keimwurzel wächst aus; *n* der Nabel (hilus). *B* die Keimknospe nutiert. *C* unterer Teil einer etwas älteren Keimpflanze; die Kotyledonen liegen eingeschlossen in der Schale und sind nicht sichtbar; *D* das zweite Niederblatt der Keimpflanze, welches eigentlich nur aus den Nebenblättern *(st)* besteht, da die Spreite nur durch die zwischen ihnen stehende Spitze angedeutet ist; *E* ein Stück der Sprossachse oberhalb *D*; die Spreite besitzt hier zwei Blättchen. (E. Warming.) — Fig. 586. Keimpflanze der Bohne (Phaseolus vulgaris). *a* – *b* die Keimblätter; *c*—*d* das darauffolgende Laubblattpaar; *e* die Endknospe; *h* die Keimwurzel; *g* Verzweigungen der Keimwurzel. (Schleiden.)

festigung des Keimlings dienen (Fig. 584 *F*). Diese Einrichtung findet sich besonders bei Sumpf- und Wasserpflanzen.

Unterirdische (hypogäische) Kotyledonen treten nur bei einer kleinen Zahl von Dikotylen und Gymnospermen und zwar in der Regel bei Samen ohne Sameneiweiss auf; sie sind dick, auf einer Seite flach, auf der anderen gewölbt und bleiben in der Samenschale eingeschlossen, wo sie nach Massgabe der Überführung der Reservenährstoffe in den Keimling nach und

nach zusammenschrumpfen. Die Keimknospe ist schon im Samen ziemlich weit ausgebildet und gelangt rasch zu kräftiger Weiterentwicklung. Beispiele: Wicke, Erbse (Fig. 585), Eiche, echte Kastanie, Rosskastanie (Aesculus), Mandel (Amygdalus), Wallnuss (Juglans).

In der Regel lassen sich oberirdische und unterirdische Kotyledonen scharf voneinander unterscheiden, doch gibt es auch Zwischenformen. So treten die Kotyledonen von Phaseolus vulgaris über die Erdoberfläche hervor und werden grün, sie bleiben aber fleischig und wachsen nicht weiter (Fig. 586); bei Phaseolus multiflorus dagegen bleiben sie unterirdisch, können aber, wenn sie dem Lichte ausgesetzt werden, ergrünen und auf ihrer Unterseite auch einige Spaltöffnungen bilden.

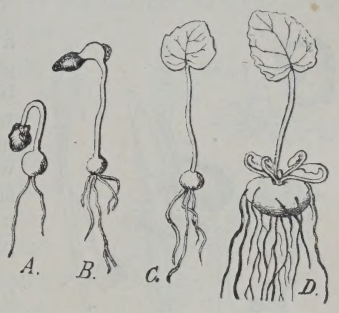
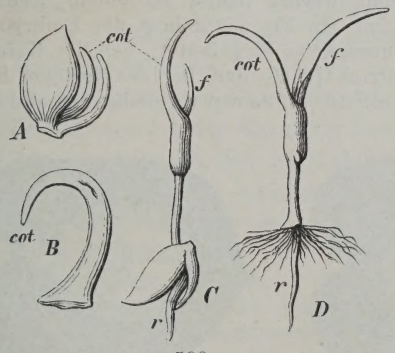


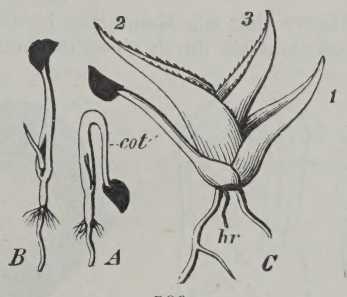
Fig. 587. Keimpflanzen von Cyclamen europaeum (beinahe $\frac{1}{1}$). Das hypokotyle Glied entwickelt sich knollenförmig. (E. Warming.)

Eine Reihe von Dikotylen mit einem Keimblatt (§ 345) ist durch Knollenbildung ausgezeichnet (Fig. 587), so dass wir vielleicht ein besonderes Korrelationsverhältnis zwischen beiden Erscheinungen annehmen dürfen. In einigen Fällen ist das Keimblatt das einzige Blatt, das im Jahre der Keimung entwickelt wird.

B. Monokotylen. Wird die Keimknospe von der Scheide des Keimblattes eingeschlossen (Fig. 542), so wächst sie aus dem Spalt an der Vorderseite des Blattes heraus (Fig. 588, 589).



588



589

Fig. 588. Potamogeton lucens. *r* Wurzel; *cot* Kotyledon; *f* erstes Laubblatt; *A* der keimende Embryo sprengt die Schale. *B* der Keimling isoliert; innerhalb des Spalts liegt die Keimknospe; unterhalb des Kotyledon liegt das hypokotyle Glied, welches nach unten zu gleichmässig dicker wird, um dann plötzlich mit einem dicken Wurzelhals über der sehr kleinen Keimwurzel zu endigen. *C* Keimpflänzchen, welches noch mit der Schale verbunden ist; aus der Keimblattscheide ragt das erste Laubblatt hervor. *D* ältere Keimpflanze mit einem Haarkranz am Wurzelhalse; das zweite Laubblatt schaut bereits zwischen den beiden, es scheidenförmig umschliessenden Blättern hervor. (Irmisch.) — Fig. 589. Agave (nat. Gr.). Bei *A* nutiert das Keimblatt noch; am Wurzelhalse haben sich Wurzelhaare gebildet. Bei *B* ist das erste Blatt durch die Keimblattscheide hervorgetreten. *C* eine junge Pflanze; *hr* die Keimwurzel, welche zugrunde geht; ausser dieser haben sich zwei kräftige Wurzeln gebildet; *1*, *2* und *3* die drei ersten Laubblätter. (E. Warming.)

In einigen Fällen wird der ganze Kotyledon grün und tritt frei hervor, besonders bei eiweisslosen Embryonen (Alisma, Potamogeton Fig. 588, Typha u. a.); die allermeisten Samen aber besitzen Sameneiweiss, und in der Regel bleibt dann entweder bloss die Spitze des Keimblatts oder das ganze Keimblatt im Samen als Saugorgan für die Reservestoffe des Sameneiweisses eingeschlossen.

Folgende Beispiele veranschaulichen einige der vorkommenden Typen:

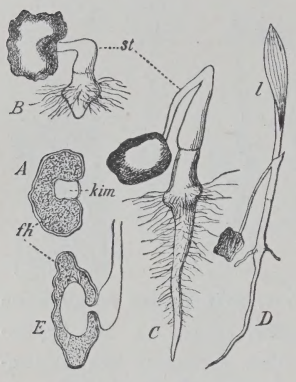


Fig. 590. Keimpflanzen von Commelina clandestina. *A* und *E* sind durchschnittene Samen; sie zeigen das Sameneiweiss *(fh)*, den Embryo und die Keimblattspitze. (G. Klebs.)

1. In Fig. 588 ist ein Beispiel für ein völlig aus der Samenschale hervortretendes und ergrünendes Keimblatt dargestellt. Zugleich gibt die Abbildung einen Fall wieder, in welchem die Keimwurzel sich nicht kräftig entwickelt, sondern am Wurzelhalse einen Kranz von langen Haaren bildet. Ebenso wie bei den Dikotylen kommt dieser Haarkranz, welcher zur vorläufigen Befestigung des Keimlings dient, auch unter den Monokotylen vorzugsweise bei Wasserpflanzen, vor.

2. Bei einer Reihe von anderen Monokotylen bleibt die Spitze des Keimblattes lange in der Samenschale eingeschlossen und dient zum Aufsaugen des Sameneiweisses; wenn die Keimblattspitze diese Funktion zu Ende geführt hat und die Samenschale abgefallen ist, geht sie zugrunde. Solche Keimblattspitzen zeigen kein besonders ausgeprägtes Wachstum (Fig. 589).

3. Bei anderen Keimpflanzen wird die Keimblattspitze eigens zum Aufsaugen des Sameneiweisses ausgebildet und wächst häufig zu einem grossen Saugorgan aus. In Fig. 590 *A* liegt der Embryo einseitig im Sameneiweiss eingebettet; bei der Keimung verlängert sich die Keimblattscheide bedeutend (*B*, *C*), und bei der fertigen Keimpflanze steht sie durch einen dünnen Stiel mit der im Samen verbleibenden und stark

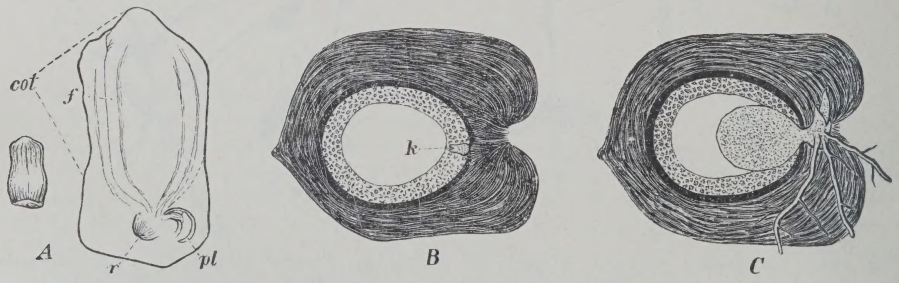


Fig. 591. Cocospalme. *A* Embryo in natürlicher Grösse und vergrössert (im Längsschnitt); *cot* Kotyledon; *f* Gefässbündelstränge im Kotyledon; *pl* Plumula (Keimknospe); der Spalt in der Keimblattscheide ist durch eine punktierte Linie angedeutet; *r* Wurzelanlage. *B* Cocosfrucht im Längsschnitt; der Embryo *(k)* liegt im Sameneiweiss, dessen Hohlraum mit Saft (der „Milch") erfüllt ist; Embryo und Sameneiweiss sind vom Stein umgeben, welcher in der Zeichnung als schwarze Linie, dünner als gewöhnlich, erscheint; nach aussen folgt dann die schwammige Faserschicht. *C* keimende Frucht; das Ende des Keimblattes (siehe *A*) hat sich zu einem Saugorgan umgewandelt, welches mit der Zeit noch wesentlich grösser wird; die Keimknospe ist in der Entwicklung begriffen und die Wurzeln sind hervorgetreten, werden aber nur zum Teil ausserhalb des Fruchtfleisches sichtbar. (E. Warming.)

anschwellenden Spitze in Verbindung (*D*, *E*). Das hypokotyle Glied ist sowohl nach oben gegen die Keimblattscheide als auch nach unten gegen die Wurzel scharf abgegrenzt. Der Wurzelhals ist stark angeschwollen und trägt lange Wurzelhaare.

4. Die letzte Stufe nehmen diejenigen Pflanzen ein, deren Keimblatt ganz im Samen bleibt und von Anfang an als Verdauungs- und Saugorgan gebaut ist.

Hierher gehören ausser anderen Palmen z. B. die Dattel- und die Cocospalme; Fig. 591 zeigt, wie beinahe das ganze Keimblatt bei der Cocospalme nicht nur im Samen bleibt, sondern auch zu einem weichen, schwammigen Saugorgan auswächst, welches zuletzt so gross wird, dass es den ganzen vom Stein umschlossenen Raum ausfüllt, nachdem es das (hohle) Sameneiweiss aufgesaugt hat; das Saugorgan wird hier also um ein vielfaches grösser, als der ganze Embryo vor der Keimung war.

Ebenso liegen die Verhältnisse bei der Dattel- und anderen Palmen; Fig. 592 zeigt die Keimung eines Palmensamens mit „ruminatem" Sameneiweiss.

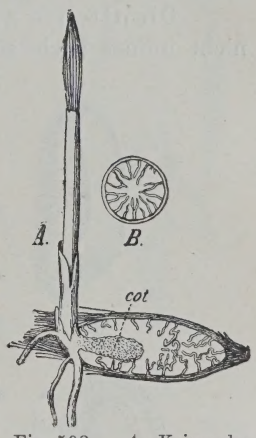


Fig. 592. *A* Keimender Same der Palme Areca triandra; der Same im Längsschnitt. Das Keimblatt *(cot)* saugt das „ruminate" Sameneiweiss aus. *B* Same im Querschnitt. (E. Warming.)

Der Embryo der Gräser liegt, wie wir in § 347, 4 gesehen haben, im unteren Ende des Kornes an dessen äusserer Seite (Fig. 593, 595); er besteht aus einem sehr kleinen hypokotylen Glied, welches in einer ungewöhnlich grossen, vom Keimblatt nicht eingeschlossenen Keimknospe endigt. Das äusserste Blatt dieser Keimknospe ist meist das auf den Kotyledon folgende scheidenförmige Blatt, die „Keimblattscheide"[1]), welche an ihrem oberen Ende einen Spalt zum Durchtritt der übrigen Blätter der Keimknospe bei der Keimung besitzt (Fig. 594 *b*). Nach unten zu geht das hypokotyle Glied in die kurze Keimwurzel über, welche ihrerseits in einer grossen Gewebsmasse (*d* in Fig. 594) eingeschlossen ist. Auf seiner Rückenseite trägt das hypokotyle Glied das Keimblatt mit dem schildförmigen Scutellum (*a* in Fig. 594). — Bei einigen Gräsern erscheint auf der Vorderseite des hypokotylen Gliedes ein kleines schuppenartiges Gebilde, der „Epiblast" (*c* in Fig. 594, *b* in Fig. 595 *A*), welcher wohl als selbständiges Blatt angesprochen werden muss.

Bei der Keimung der Grassamen durchbrechen die Wurzeln und die Keimknospe die Schale; ausser der Keimwurzel entwickeln sich bald auch Adventivwurzeln (Fig. 596, 597). Die Keimwurzel durchbricht die mit *d* in Fig. 594 bezeichnete Gewebsmasse, in welcher sie eingeschlossen war und welche jetzt als „Wurzelscheide" (Coleorrhiza)[2]) an ihrer Basis erscheint. Vom Keimblatt dagegen ist äusserlich nichts zu sehen, da dasselbe völlig eingeschlossen bleibt; es ist in Fig. 596, wo die Schale entfernt ist, sichtbar.

---

[1]) Coleoptile, von κολέον Scheide, und πτίλον Feder, Flügel (plumula = Keimknospe).
[2]) κολέον Scheide, ῥίζα Wurzel.

Auf seiner grossen, an das Sameneiweiss (Fig. 595 *A*, *end*) grenzenden Rückenseite findet sich eine besondere Schicht von cylindrischen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Zellen (Fig. 595 *A*, *a*), welche bei der Keimung sich etwa dreifach verlängern und voneinander trennen, so dass sie dann kurzen Wurzelhaaren ähneln (Fig. 595 *B*). Diese Zellen scheiden verdauende Enzyme aus und nehmen die durch den Verdauungsprozess aus dem Sameneiweiss gebildeten Stoffe auf. Ähnliche Zellen treten auch auf den Keimblättern mehrerer Liliaceen, Scitamineen usw. auf.

Die Grenze zwischen Keimwurzel und hypokotylem Glied ist nicht immer leicht zu ziehen, besonders so lange der Embryo noch im Samen

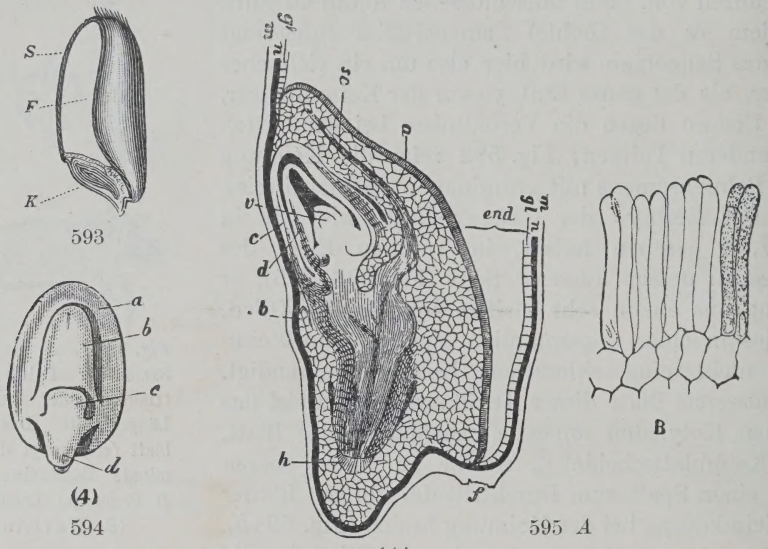
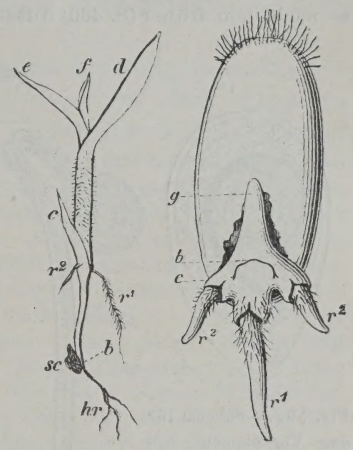


Fig. 593. Längsschnitt durch ein Weizenkorn $\left(\frac{4}{1}\right)$. *S* die Schale; *F* Sameneiweiss; *K* Embryo. — Fig. 594. Weizenembryo von vorne gesehen. *a* Keimblatt; *b* die „Keimblattscheide", welche in ihrem oberen Teile mit einem Spalt versehen ist; *c* der Epiblast; *d* die Wurzelscheide, welche die Keimwurzel umschliesst. (Schleiden.) — Fig. 595. *A* Längsschnitt durch den Weizenembryo; *sc* das Keimblatt, auf dessen Rückseite die Saugzellenschicht *(a)* zu sehen ist; unten die Keimwurzel, eingebettet in dem im Texte besprochenen Gewebe; *b* der Epiblast; *c*, *d* usw. Blätter der Keimknospe, deren Sprossspitze mit *v* bezeichnet ist. *B* ist die Schicht aufsaugender Zellen einer älteren Keimpflanze; die Zellen sind bereits mehr oder weniger voneinander getrennt. (Sachs, Haberlandt.)

eingeschlossen ist. Am Keimpflänzchen tritt der Gegensatz zwischen beiden bestimmter zu Tage, wenigstens bei den Dikotylen und Gymnospermen, und ist auf vielen der im Vorhergehenden wiedergegebenen Figuren deutlich zu erkennen. Er zeigt sich namentlich im folgenden: 1. die Wurzel ist dunkler, bräunlicher als das hypokotyle Glied; 2. die Wurzel trägt Wurzelhaare, welche ein wenig nach abwärts geneigt oder gerade ausgestreckt sind (Fig. 584, 585 *B*), während das hypokotyle Glied gewöhnlich glatt ist; wenn es überhaupt Haare besitzt, so sind diese gewöhnlich anders gebaut als bei

der Wurzel und meist etwas nach oben gerichtet; 3. die Wurzel verzweigt sich in der Regel sehr bald (Fig. 585), während am hypokotylen Glied selten Wurzeln zur Entwicklung gelangen; 4) die Wurzel setzt sich häufig ausgesprochen dünner gegen das hypokotyle Glied ab und wird gegen ihre Spitze hin gleichmässig dünner, während das hypokotyle Glied in seiner ganzen Länge gleichmässig stielrund ist (Fig. 584, 585, 596); 5. oft ist der Wurzelhals besonders deutlich zu erkennen (Fig. 584 *D*, *E*, *F*, 588, 589); 6. im inneren Bau bestehen wesentliche Unterschiede zwischen Wurzel und hypokotylem Glied (s. Anatomie S. 265); doch entspricht diese innere Grenze nicht immer der äusserlich markierten Grenze.

Über den Gegensatz zwischen der Pfahlwurzel der meisten Dikotylen und den Faserwurzeln der Monokotylen usw. vergl. S. 21 ff. Die Keimungsgeschichte zeigt, dass sich z. B. bei den Gräsern sehr bald ausser der Keimwurzel Adventivwurzeln (r^2 in Fig. 596, 597) entwickeln; so entsteht am Grunde der Sprossachse ein Bündel von gleich dicken Wurzeln (Fig. 37, S. 23).



596 597

Fig. 596. Keimpflanze der Hirse (Panicum miliaceum). *hr* Keimwurzel; *sc* Keimblatt (durch Abtragen der Schale blossgelegt), auf ein gestrecktes Internodium folgen die Blätter *c*, *d*, *e*, *f*; r^1, r^2 Adventivwurzeln. (E. Warming.) — Fig. 597. Keimendes Weizenkorn. Die Keimwurzel *(r^1)* und zwei Adventivwurzeln sind hervorgetreten; an ihrer Basis tragen sie Wurzelhaare; solche Wurzelhaare treten auch auf der „Wurzelscheide" *(c)* auf, welche die Basis der mittleren Wurzel umgibt; *b* das erste Blatt nach dem Keimblatt (welches in der Schale eingeschlossen liegt); *g* Keimknospe. (E. Warming.)

364. Stoffwechsel bei der Keimung. Der augenfälligste Umwandlungsprozess bei der Keimung ist die Verdauung der Reservenährstoffe, von welcher auf S. 387 des näheren die Rede war. Ferner ist die Keimung von sehr lebhafter Atmung begleitet, als Ausdruck tiefer gehender Abbauprozesse, für welche S. 292—297 verschiedene Beispiele gegeben wurden. Mit der Besprechung des Mälzprozesses (S. 355) haben wir ein Beispiel für die praktische Bedeutung des Keimungsstoffwechsels gegeben; von der Wärmeentwicklung war S. 395 die Rede. Neben all diesen Abbauprozessen geht bei der Keimung, besonders in den jungen heranwachsenden Teilen, eine nicht geringe aufbauende Tätigkeit einher, welche sich u. a. in der Bildung und Ablagerung von Reservenährstoffen in den heranwachsenden Teilen, z. B. in der Bildung von „transitorischer" Stärke äussert (S. 384). Fig. 598 dient zur Illustration der Stoffumwandlungen bei der Keimung. Das lebhafte Wachstum, der im wesentlichen nur in den heranwachsenden Teilen vor sich gehende Aufbau sowie die umfassenden Verdauungsvorgänge und die weiter gehenden Abbauprozesse machen in ihrem Zusammenwirken den Vorgang der Keimung zu einem sehr complicierten; da aber die Abbauprozesse

die in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Umsetzungen weit überwiegen, ist das Hauptresultat des Keimungsstoffwechsels ein weitgehender Abbau, was auch aus den Tabellen der S. 295 und 298 klar hervorgeht.

Wenn auch der Stoffwechsel bei der Keimung sich überwiegend in der Richtung des Abbaus bewegt, so spielen hier doch auch Regulierungsvorgänge eine Rolle, wie es nach dem früher (S. 400) Ausgeführten zu erwarten war. Wird an Grassamen, (z. B. Mais) der Embryo vollkommen entfernt und giesst man an seiner Stelle etwa einen kleinen Gipszylinder an den Rest des Samens fest, so kann — wenn der Gipszylinder in Wasser gestellt wird — das Sameneiweiss trotzdem, allerdings nur sehr langsam, seinen Inhalt an Reservenährstoffen abgeben. Durch innere Verdauung des Sameneiweisses selbst (S. 388) entstehen lösliche Verbindungen, welche durch den Gipszylinder in das Wasser herabgeleitet werden. Nimmt man zum Versuch nur eine geringe Wassermenge, so dass durch die Zufuhr der gelösten Stoffe aus dem Sameneiweiss bald eine gewisse Konzentration erreicht wird, so hört die Entleerung des Sameneiweisses auf (Hansteen). Dasselbe geschieht, wenn von vornherein Zucker oder dergl. dem Wasser zugesetzt wird. Vermutlich spielen hier also osmotische Vorgänge für die Ausfuhr die Hauptrolle. Ganz ebenso verhalten sich viele Keimblätter, u. a. die von Lupinus. Hier hat es sich sogar gezeigt, dass in entleerten oder beinahe entleerten Keimblättern, welche in Berührung mit einer nicht zu schwachen Zuckerlösung gebracht werden, eine Neubildung von Stärke einsetzt; die Keimblätter füllen sich wieder, unterliegen also einem Stoffwechsel, welcher dem normalen gerade entgegengesetzt ist (Purjewitch). Ähnliche Resultate ergaben auch andere Speicherorgane, z. B. Rhizome von Iris, und besonders schön Zwiebelschuppen von Allium Cepa. Das einmal entleerte Sameneiweis der Gräser u. a. aber stirbt endgültig ab.

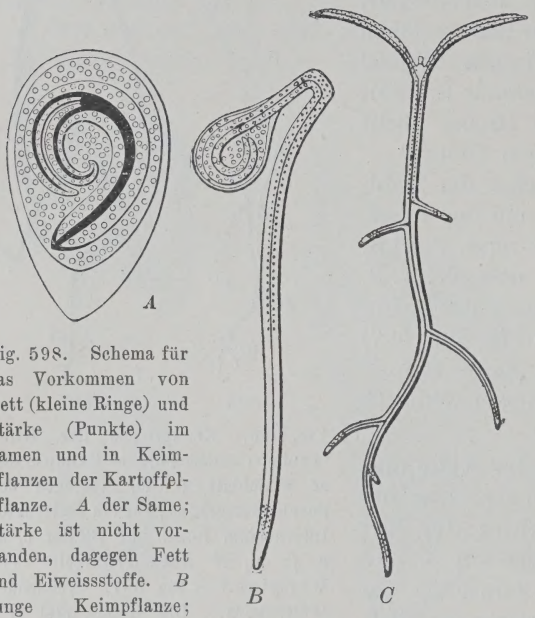


Fig. 598. Schema für das Vorkommen von Fett (kleine Ringe) und Stärke (Punkte) im Samen und in Keimpflanzen der Kartoffelpflanze. *A* der Same; Stärke ist nicht vorhanden, dagegen Fett und Eiweissstoffe. *B* junge Keimpflanze; Stärke tritt besonders im hypokotylen Glied, in der Wurzel nahe der Spitze und in der Wurzelhaube auf; die Stärke geht besonders aus dem Fett des Keimlings selbst hervor. *C* etwas ältere Keimpflänzchen, deren Keimblätter nach dem Austritt ergrünen. Das Sameneiweiss ist entleert und mit der Samenschale abgeworfen worden. Alles Fett ist umgebildet, und zwar teils zu Stärke, teils zu Zucker, wovon wiederum ein grosser Teil durch die Atmung verbraucht oder zum Aufbau der neuen Zellwände in der heranwachsenden Pflanze verwendet worden ist. In *B* und *C* bricht die längs den Leitungssträngen in der Wurzel verlaufende „Stärkescheide" in auffallender Weise ab (vergl. S. 384). *A* am stärksten, *C* am schwächsten vergrössert. (Nach H. d. Vries.)

365. Bedingungen für die Keimung. Keimfähigkeit. Für das Eintreten der Keimung sind — ausser der im Samen selbst liegenden Be-

dingungen: dass derselbe unbeschädigt, lebend ist und sich nicht im Ruhestande befindet (§ 373), gewisse äussere Faktoren nötig. Die Keimung ist unmittelbar abhängig von Wasser, Sauerstoff und Wärme; selbstverständlich müssen dabei auch alle Faktoren, welche die Keimung unmöglich machen würden, ausgeschlossen sein. Einige in besonderen Fällen für das Zustandekommen der Keimung gestellten Anforderungen kommen weiter unten zur Besprechung.

Wasser. Bei eingetrockneten Samen wird die Keimung durch Wasseraufnahme eingeleitet; die Samen müssen mehr oder weniger stark aufquellen (S. 171, 560), bevor die Keimung eintreten kann. Unmittelbar nach dem Beginn der Quellung setzt ein kräftiger Stoffumsatz ein. — Unter hartschaligen Samen versteht man solche, welche kein Wasser aufnehmen. Hartschaligkeit kommt besonders bei Leguminosen vor, z. B. bei einer Reihe von Klee-, Lathyrus- und Wickenarten, deren Samen monate- oder jahrelang im Wasser liegen können, ohne zu quellen. Bei anderen Leguminosen z. B. bei Trifolium incarnatum, scheinen hartschalige Samen nicht vorzukommen. Bei Erbsen spielt die Beschaffenheit des Erdbodens eine nicht näher bekannte Rolle. Manche Erbsen quellen so schwer, dass sie ein bis zwei Tage lang unverändert im Wasser liegen können; solche Erbsen sind natürlich nicht zum Kochen geeignet. Das Verhalten hartschaliger Samen dem Wasser gegenüber beruht gewöhnlich darauf, dass die Schale für Wasser undurchdringlich ist. Mechanische Behandlung der Schale, z. B. Reiben mit Sand, hebt die Hartschaligkeit auf. Das Vorkommen hartschaliger Samen kann, besonders für einjährige Pflanzen, biologische Bedeutung haben; während hier ein ungünstiges Jahr die gesamte Nachkommenschaft einer Pflanze zugrunde richten könnte, bilden diese spätkeimenden Samen eine Art Reserve von Individuen, welche ungünstige Zeiten in passivem Zustande überdauern und bei Eintritt besserer Lebensbedingungen die Art fortpflanzen.

Sauerstoff ist für die Keimung ebenso notwendig wie für andere Wachstumserscheinungen. Legt man Samen zu tief in die Erde ein, so bleibt die Keimung wegen Sauerstoffmangels aus. Die Ansprüche an Sauerstoff sind im übrigen sehr verschieden, am grössten sind sie bei fettreichen Samen.

Der Einfluss der Wärme auf die Keimung ist ein sehr grosser: die Keimung geht um so schneller vor sich, je höher die Temperatur ist, allerdings innerhalb gewisser Grenzen. Ist die Temperatur zu niedrig, bleibt die Keimung aus, ebenso bei zu hoher Temperatur. — Die folgenden Zahlen (nach F. Haberlandt) veranschaulichen diese Erfahrung, doch sind die Angaben für die tieferen Temparaturen ziemlich unsicher. Das Wärmebedürfnis ist am grössten bei Samen aus wärmeren Gegenden. Wie es scheint, beschleunigen Temperatur-

Versuchspflanze	Keimte nicht bei Temperaturen unter	Keimte am schnellsten bei einer Temperatur von	Keimte nicht bei Temperaturen über
Roggen	1— 2°	25°	30°
Gerste	3— 4° (?)	20°	30°
Mais	8—10°	32—35°	40—44°
Melonensamen	12—15°	35°	40°
Tabaksamen	13—14° (?)	28°	35°

schwankungen die Keimung. Natürlich fällt diejenige Temperatur, welche den Keimprozess am meisten beschleunigt, nicht notwendigerweise mit der für den ganzen Verlauf der Keimung günstigsten zusammen.

Besondere Ansprüche. Gewisse Samen bedürfen zur Keimung Licht; die Samen der Mistel (Viscum) z. B., ebenso wie die Sporen mancher Farne, keimen nicht bei anhaltender Dunkelheit. Manche Grassamen (Arten von Poa, Agrostis, Alopecurus) keimen in den ersten Monaten nach der Reife nicht oder doch nur in geringem Prozentsatz, wenn sie bei konstanter Temperatur andauernd im Dunkeln gehalten werden, dagegen keimen sie gut, wenn sie ab und zu beleuchtet werden (Jönsson). Die Beleuchtung der Keimproben wirkt wohl auch desinfizierend. Gewisse Samen keimen freilich am besten im Dunkeln oder jedenfalls im Schatten, während direktes Sonnenlicht die Keimung verspätet oder hemmen kann, z. B. bei Taraxacum, Hieraciumarten u. a. (Laurent).

Orobanche-Samen keimen nur in der Nähe der Wurzeln ihrer Wirtspflanzen.

Keimfähigkeit. Unter Keimfähigkeit versteht man die prozentische Anzahl der keimenden Samen einer Samenprobe. Selbstverständlich kann die Beurteilung der Keimfähigkeit sehr verschieden ausfallen, je nachdem eine Samenprobe günstigeren oder weniger günstigen Bedingungen unterworfen wird und je nachdem die Samen besondere Anforderungen stellen oder nicht. Werden Samen über ein Jahr lang aufbewahrt, so nimmt die Keimfähigkeit nach und nach ab. Auch die Art und Weise der Aufbewahrung hat auf die Erhaltung der Keimfähigkeit grossen Einfluss; im allgemeinen lässt sich annehmen, dass die Aufbewahrung um so länger ohne Schaden ertragen wird, je trockener und kühler die Samen gelagert werden; jedoch vertragen nicht alle Samen das Austrocknen, z. B. Quercus u. a. saftigere Sämereien. — Die Samen verschiedener Arten lassen sich übrigens sehr verschieden lange aufbewahren, ohne die Keimfähigkeit zu verlieren. Während z. B. die Samen der Pappeln und Weiden sich höchstens einige Monate aufbewahren lassen, vertragen andere Samen, besonders z. B. mancher Leguminosen ein viele Jahre dauerndes Aufbewahren; die Sporen vieler Farne können sogar, wie es scheint, die Keimfähigkeit jahrhundertelang bewahren. Die mannigfaltigen Angaben über die Erhaltung der Keimfähigkeit mancher Sämereien während sehr langer Zeiträume lassen sich durchaus nicht vonvornherein von der Hand weisen; doch fehlen uns bisher gut durchgearbeitete Untersuchungen über diesen Gegenstand. Durch das Lagern nimmt die vegetative Energie des Keimes etwas ab. Pflanzen von überlagerten Samen werden oft im Wachstum etwas schwächer, neigen aber dafür mehr zum Blühen; diese Eigenschaft wird in der Gärtnerei, z. B. bei Melonensamen, ausgenützt. Viele Samen können sich, solange sie mit einer genügend hohen und dicken Schicht Erde bedeckt sind, lange Jahre hindurch keimfähig erhalten und keimen, sobald sie durch Umgraben der Erde oder dergl. mit Wasser und Luft in Berührung kommen; daraus erklärt sich oft das plötzliche Auftreten verschiedener Pflanzenarten als Folge von Erdarbeiten (Peter).

Je nachdem Samenproben der gleichen Art unter denselben äusseren Bedingungen schneller oder langsamer keimen, spricht man von ihrer grösseren oder geringeren relativen Keimungsgeschwindigkeit (mitunter „Keimungsenergie“ genannt). Auch in ein und derselben Keimprobe, bei den Abkömmlingen ein und derselben Pflanze können die einzelnen Samen verschiedene Keimungsgeschwindigkeit und andere damit in Verbindung stehende Eigenschaften aufweisen (vergl. § 369).

366. Das Aufspringen der Knospen sowie das Keimen der Knollen und Zwiebeln zeigt grosse Ähnlichkeiten mit der Keimung der Samen. Ganz besonders ist der Stoffwechsel bei den genannten Vorgängen in der-

selben Weise charakterisiert wie bei der Keimung (vergl. § 364). Ebenso wie die Keimung der Samen sind diese Prozesse teils von inneren Zuständen, in erster Linie vom Ende der Ruhezeit, teils aber auch von äusseren Faktoren abhängig.

Der Zeitpunkt für das Ausschlagen der Knospen ist verschieden für die verschiedenen Holzpflanzen und variiert etwas je nach den meteorologischen Verhältnissen des Jahres, nach dem Standort usw. — Die folgende Tabelle gibt Mittelzahlen für die Umgebung von Kopenhagen nach Oppermanns Berechnungen aus 20jährigen Beobachtungen der Landwirtschaftlichen Hochschule; ferner gibt die Tabelle den Zeitpunkt des Laubfalls und die Dauer der Belaubung an.

	Baum voll belaubt	Die Hälfte des Laubes abgefallen	Dauer der Belaubung
Lärche (Larix europaea)	7. Mai	5. November	182 Tage
Schwarzerle (Alnus glutinosa) . . .	13. Mai	2. November	173 Tage
Weisserle (Alnus incana)	15. Mai	4. November	173 Tage
Weissbirke (Betula verrucosa) . . .	14. Mai	24. Oktober	164 Tage
Hainbuche (Carpinus Betulus) . . .	19. Mai	19. Oktober	154 Tage
Haselstrauch (Corylus Avellana) . .	15. Mai	30. Oktober	168 Tage
Stieleiche (Quercus pedunculata) . .	29. Mai	23. Oktober	148 Tage
Buche (Fagus silvatica)	15. Mai	29. Oktober	167 Tage
Sahlweide (Salix caprea) ♂	15. Mai	24. Oktober	162 Tage
Esche (Fraxinus excelsior)	1. Juni	19. Oktober	140 Tage
Linde (Tilia vulgaris)	19. Mai	12. Oktober	146 Tage
Feldahorn (Acer campestre)	18. Mai	22. Oktober	157 Tage
Spitzahorn (Acer platanoides) . . .	21. Mai	5. Oktober	138 Tage
Bergahorn (Acer pseudoplatanus) . .	18. Mai	26. Oktober	162 Tage
Eberesche (Sorbus aucuparia) . . .	9. Mai	8. Oktober	153 Tage

367. Jugendformen. Das Keimpflanzenstadium geht ganz allmählich in die folgenden Entwicklungsstufen über. Sollte man eine Grenze bestimmen, würde man eine Pflanze wohl nur so lange als Keimpflanze bezeichnen, als sie noch im wesentlichen von der ihr von der Mutterpflanze überkommenen Nahrung lebt. Auf die sehr einfach gebauten Keimblätter folgen gewöhnlich unmittelbar Laubblätter. Meist treten zuerst „Primordialblätter" auf, d. h. Laubblätter mit anderen und zwar einfacheren Formen als die darauf folgenden Laubblätter, eine Art Übergangsblätter zu diesen letzteren, z. B. nicht-zusammengesetzte Blätter bei der Esche, ungeteilte bei Ahorn; nach und nach aber treten immer höher differenzierte Laubblätter auf, und diese sind, wenn wir von der periodisch eintretenden Vereinfachung der Blätter absehen, welche die Bildung der Ruheknospen begleiten, den Knospenschuppen und deren Vorstufen, von nun an charakteristisch für den Spross, bis dieser etwa zur Blütenbildung übergeht; es treten dann zuerst Hochblätter in einfacheren Formen, dann die Blätter der Blüte auf. In einigen Fällen folgen Niederblätter unmittelbar auf die Kotyledonen und erst dann erscheinen

Laubblätter; solches ist der Fall bei vielen Pflanzen mit unterirdischen fleischigen Kotyledonen (Erbse Fig. 585, Lathyrus Fig. 600, Eiche u. a.).

Die Jugendformen einer Pflanze unterscheiden sich oft sehr wesentlich von späteren, welche die Pflanze in vollster Entwicklung zeigen, und zwar nicht bloss in Beziehung auf die äussere Gestalt, sondern auch auf Fortpflanzungsfähigkeit, Wachstumsrichtung usw., ganz wie die Larvenform bei manchen Tieren sehr bedeutend von der erwachsenen Form abweicht. Diese Erscheinung steht wohl zum Teil damit in Verbindung, dass die Jugendformen anderen Lebensbedingungen angepasst sind als die erwachsene Pflanze, und beide Formen werden um so mehr voneinander abweichen, je verschiedener die äusseren Bedingungen sind, unter welchen sie leben. Das gilt nicht bloss für die Phanerogamen, sondern auch für die Kryptogamen, selbst für viele der niedersten (manche Florideen, Characeen usw.); in einigen Fällen wird die Jugendform zum eigentlichen Ernährungskörper, und die spätere Form dient nur der Fortpflanzung. Bei den Phanerogamen tritt der Gegensatz stark hervor, wenn die älteren Pflanzen z. B. ausgesprochene Xerophyten sind, während die jungen Pflanzen an mittlere, normalere Verhältnisse angepasst, „Mesophyten" sind. So haben viele Mitglieder der Familie der Cupressaceen, wie Cupressus, Thuja, Biota, Juniperus Sabina und andere schuppenförmige, mit den Trieben verwachsene Blätter (Fig. 599 *g*); im ersten Jugendstadium aber haben sie die gewöhnlichen nadelförmigen Blätter wie Juniperus communis (Fig. 599), und diese Jugendformen sind in den als „Retinospora" bekannten Formen bei Vermehrung durch Stecklinge konstant. Ebenso trägt die Kiefer (Pinus) zuerst zerstreute Nadeln ohne achsenständige Kurztriebe und geht erst nach und nach, bei einigen Arten sogar erst nach mehreren Jahren, zum bleibenden Typus über.

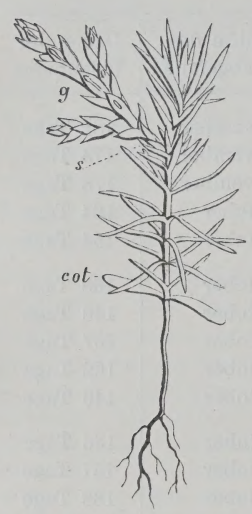


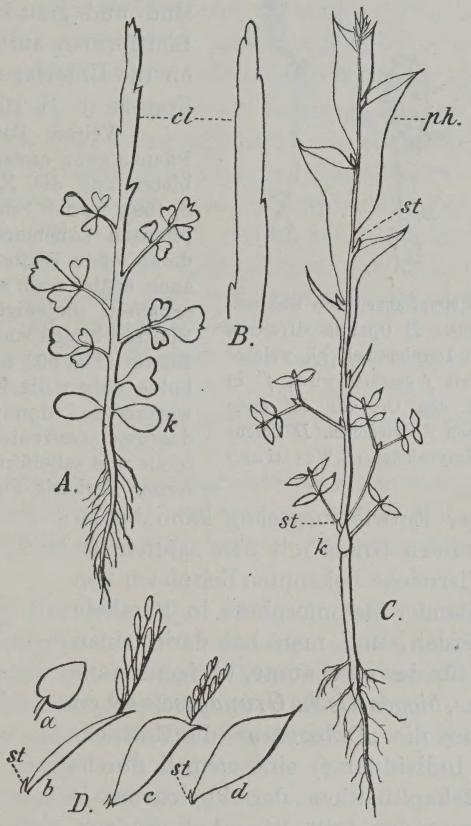
Fig. 599. Keimpflanze von Thuja occidentalis. *cot* Kotyledonen. Der Zweig *g* wird durch das Blatt *s* gestützt. (E. Warming.)

Leguminosen. Lathyrus aphaca trägt auf ihrer Keimachse erst Niederblätter (Fig. 600 n^1, n^2), darauf Laubblätter mit grossen Nebenblättern und einer Spreite mit zwei Blättchen; bei allen folgenden Blättern aber fehlt die Spreite oder sie ist höchstens noch als Ranke vorhanden; die Nebenblätter sind dagegen stark entwickelt. Ulex hat als Keimpflanze dreifingerige Blätter mit elliptischen Blättchen, als ältere Pflanze aber zu Dornen umgebildete Blätter. Einige neuholländische Acacia-Arten führen als Keimpflanzen zusammengesetzte Laubblätter mit Spreite, in älteren Stadien Laubblätter ohne Spreite, dafür aber mit blattartig ausgebildetem auf die Kante gestelltem Blattstiel (Phyllodium). Fig. 601 *C* und *D* zeigen den Übergang von den Keimblättern durch gestielte zusammengesetzte Laubblätter zu

einem durch die senkrechten herablaufenden, blattartigen Stiele stark geflügelten Spross (vergl. Fig. 140, S. 92). Auch Kladodienbildung kann stufenweise unter Umbildung des normalen Laubblattsprosses eintreten, wie Fig. 601 *A* zeigt.

Bei den Cacteen sind die Keimblätter normal gebaut, dann aber tritt sehr unvermittelt die gewöhnliche Sprossform auf. Fig. 602 *A* zeigt, wie ein blattloser Flachspross unmittelbar auf die ungleich grossen Keimblätter folgt;

600



601

Fig. 600. Keimpflanze von Lathyrus aphaca. *K* Kotyledonen, welche in der Samenschale verbleiben; n^1, n^2 zwei Niederblätter; darauf folgen zwei Laubblätter mit Spreite und von da ab Laubblätter ohne Spreite (Oersted). — Fig. 601. *A* Keimpflanze und *B* Zweig von Carmichaelia australis (Papilionaceae). *C* Keimpflanze von Acacia alata. *D* Blätter von Acacia conspicua; *a* Kotyledon; *b*—*d* zeigen den Übergang zu den Phyllodien. In den Figuren *A*, *B* und *C* ist: *K* Kotyledon, *cl* Kladodium, *ph* Phyllodium, *st* Achselblatt. (F. Hildebrand.)

in Fig. *B* ist der Spross dick, eiförmig und mit Dornbüscheln in den Achseln der rudimentären Blätter besetzt (*f* in *C*), während die Keimblätter noch Laubblattform besitzen. Bei *D* sind auch die Keimblätter stark reduziert. Die Kakteen leben nämlich unter äusserst extremen Verhältnissen, welche die sofortige Entwicklung der xerophilen Sprossform notwendig machen.

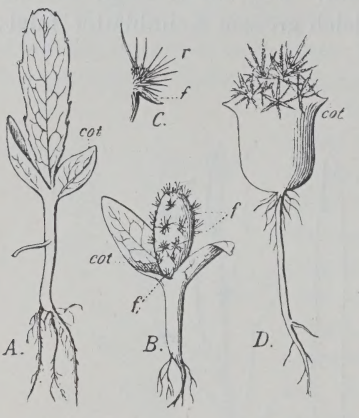


Fig. 602. Keimpflanzen von Kakteen. *A* Phyllocactus. *B* Opuntia silvestris, mit *C*, einem Dornbüschel *(r)*, welches von dem Blatt *f* gestützt wird; f^1 in *B* bezeichnet den Ort für das erste Blatt nach den Kotyledonen. *D* Cereus Leconti. *cot* Kotyledonen. (E. Warming.)

In bestimmten Fällen erstreckt sich das Jugendstadium über einen langen Zeitraum, und erst spät treten andere Blattformen auf, z. B. bei den Wurzelkletterern, bei denen die blühenden Sprosse orthotrop sind und ganz andere Blattstellungen und Blattformen aufweisen als die plagiotropen, an die Unterlage festgehefteten, kletternden Sprosse (s. S. 104).

Weitere Beispiele dafür, dass die ältere Pflanze ganz anders ausgestattet ist als die junge, bieten uns die Kletterpflanzen mit Ranken (s. S. 108), ferner verschiedene Sumpf- und Wasserpflanzen (Alismaceae, Potamogetonaceae u. a.), deren erste Blätter bandförmig sind, wenn sie auch später noch so verschieden gestaltete Blätter erhalten; diejenigen mit kiemenförmig geteilten Blättern bilden zuerst weniger tief eingeschnittene Blätter (Fig. 603 und S. 96). Bei Eucalyptus globulus haben die jungen Pflanzen gegenständige, wagerechte, dorsiventrale Blätter, die älteren dagegen zerstreute, auf die Kante gestellte, isolaterale und säbelförmig gekrümmte Blätter. Vergl. ferner Berberis Fig. 158, S. 110.

Dieser Entwicklungsgang kann bis zu einem gewissen Grade mit den zahlreichen aus dem Tierreiche bekannten Beispielen von rückschreitender Metamorphose in Parallele gestellt werden, und man hat darin einen Ausdruck für das sogenannte, übrigens stark umstrittene, *biogenetische Grundgesetz* sehen wollen, dass die „Ontogenese (die Entwicklung des Individuums) eine schnell durchlaufene Rekapitulation der Phylogenese[1]) (Entwicklung der Art)" ist. Auf die vorliegenden Fälle angewandt hiesse das, dass z. B. die schuppenblättrigen Cupressaceen von nadelblättrigen Arten, die phyllodientragenden Akazien von Arten mit zusammengesetzten Blättern abstammen sollten usw.

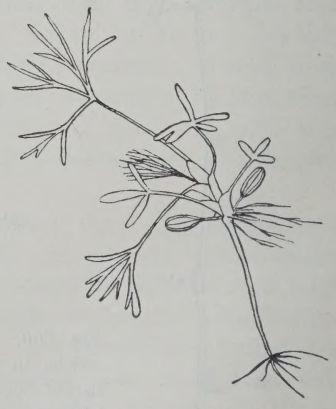


Fig. 603. Keimpflanze von Batrachium. (O. Gelert.)

[1]) Phylogenese von φυλή der Stamm; γένεσις Entstehung = Geschichte der Art, der Gattung, der Rasse usw. Ontogenese s. § 360.

Die primären Blätter der genannten Pflanzen zeigen nur noch die ursprüngliche Form der Art; im Laufe der Zeiten aber habe Anpassung in bestimmter Richtung die jetzige Form geschaffen.

An solchen stark metamorphosierten Pflanzen beobachten wir manchmal Rückschläge in die Jugendform in Gestalt sogenannter „atavistischer Triebe", d. h. mitten zwischen den normalen Sprossen an der älteren Pflanze treten unvermittelt Triebe mit Blättern der Jugendform, also vermutlich der Stammform, auf (Fig. 140, S. 92). Diese Rückschläge finden besonders dann statt, wenn die äusseren Bedingungen für das Wachstum ungünstig werden (Goebel). Die atavistischen Triebe treten besonders an der Basis der Pflanze, in der Nähe des Bodens, auf, in vielen Fällen infolge von Beschädigungen, z. B. an Baumstümpfen; solche Adventivsprosse können gewissermassen mit jungen selbständigen Individuen verglichen werden.

In anderen Fällen müssen wir jedoch als sicher annehmen, dass die abweichende Jugendform nicht einer ursprünglichen Form entspricht, sondern eher vermuten, dass sie durch eine spätere Anpassung entstanden ist. Über den wirklichen Zusammenhang kann nur eingehende experimentelle Untersuchung Klarheit bringen, auch ein Vergleich mit verwandten Pflanzen gibt Andeutungen zur Erklärung. Wenn z. B. die Keimpflanzen der Erbse (Fig. 585), Lathyrus aphaca (Fig. 600), der Eiche und anderer Arten mit dicken Kotyledonen ohne Sameneiweiss mit Niederblättern beginnen, so will das nicht besagen, dass die Voreltern dieser Pflanzen nur solche Blätter besassen; diese Niederblätter sind Hemmungsbildungen (vergl. Erklärung zu Fig. 83 auf S. 55), deren Auftreten vielleicht in Korrelation mit der Beschaffenheit der Kotyledonen steht.

Hier mag auch an die „reduzierten Sprosse" der echten Saprophyten und echten Parasiten erinnert werden, von welchen auf S. 346 die Rede war; sie sind offenbar ebenfalls aus dem grünen Assimilationssspross der Autophyten hervorgegangen.

368. Die vegetative Periode. Der Übergang vom Keimpflanzenstadium zu derjenigen Lebensphase, welche zumeist als vegetative Periode bezeichnet wird, ist gewöhnlich ein ganz allmählicher und manchmal durch die eben besprochenen sogenannten Jugendformen charakterisiert. Die vegetative Periode ist vor allem durch die Stoffproduktion ausgezeichnet; die Assimilationstätigkeit, häufig mit andauernder Entwicklung weiterer Assimilationsorgane verbunden, ist die auffallendste Lebensäusserung in dieser Periode, während welcher auch neue Organe angelegt werden, z. B. Winterknospen bei den Bäumen usw. Die vegetative Periode kann durch ungünstige Lebensbedingungen vorübergehend unterbrochen werden, wie wir z. B. am Verhalten der Wintersaat bei Frostwetter beobachten können. Bei den Holzpflanzen liegt zwischen der Keimung des Samens und dem Blühalter der Pflanze eine mehrjährige vegetative Periode; sie wird in jedem Herbst durch eine eigentümliche Reifungs- und Ruheperiode unterbrochen und im Frühjahr wieder durch eine Phase des Laubausschlags eingeleitet.

Während der vegetativen Periode stellt die Pflanze durchgehends ge-

ringere Anforderungen an ihre Umgebung als in anderen Perioden. Oft können Pflanzen in Gegenden vegetieren, welche ihnen für Blüte und Fruchtbildung zu kalt sind, und ebenso gedeihen manche tropische Pflanzen gut vegetativ im Sommer nördlicher Länder, wenn sie ins Freie ausgepflanzt werden, während sie im freien Lande ausgesät gar nicht oder doch zu spät zur Keimung gelangten.

Die Ernährungstätigkeit der vegetativen Perioden hat zur Folge das Wachstum des Pflanzenkörpers und die Bildung von Vorräten. Damit wird in erster Linie für die Bedürfnisse des Individuums gesorgt; der Pflanzenkörper wächst heran und wird kräftiger, und mit dem Anwachsen der Vorräte an Nährstoffen nimmt auch seine Widerstandsfähigkeit zu. Immerhin lässt sich diese Tätigkeit in vielen Fällen nicht scharf von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung trennen. Die Entstehung einer Erdbeerpflanze aus wurzelschlagenden Ausläufern z. B., also ein ausgesprochener Fortpflanzungsvorgang, hängt eng mit der ganzen, für das Gedeihen des Individuums selbst wirksamen vegetativen Tätigkeit der Pflanze zusammen; Wachstum und Bildung neuer selbständiger Individuen gehen hier ohne weiteres ineinander über. — (Etwas ganz anderes ist die Betrachtung des Sprosses als Pflanzenindividuum; diese rein abstrakte Auffassung der älteren Morphologie kann höchsten für spekulative morphologische Betrachtungen Interesse haben. In Wirklichkeit ist die Pflanze ein Individuum, welches als Ganzes reagiert, solange ihre Teile in normaler Verbindung miteinander stehen. Natürlich gibt es auch hier, z. B. eben beim Wurzelausschlagen der Erdbeerausläufer und dem Freiwerden der betreffenden Triebe, Übergangsstufen, das gleiche aber ist stets der Fall, wenn ein neu entstandenes Individuum selbständig wird; auch bei der Teilung der Bakterien werden die Tochterzellen erst nach und nach unabhängig voneinander). — In anderen Fällen, besonders wenn die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zwiebeln, Knollen, Rhizome und dergl. stattfindet, treten Ernährung und Wachstum für sich klarer hervor, im Gegensatz zur späteren Fortpflanzung durch das Freiwerden der neuen Individuen. Ein gewisser Gegensatz zwischen vegetativer Tätigkeit für die Bedürfnisse des Individuums und der Fortpflanzung wird sich überall schon insofern bemerkbar machen, als die erstere Tätigkeit (Ernährung, Wachstum) die Kräftigung und Vergrösserung des betreffenden Individuums bezweckt, also typisch sammelnder Natur ist, während jede Fortpflanzung eine Teilung bedeutet, sich also als Trennung charakterisiert. Diese Überlegung vermittelt uns die Einsicht für das folgende allgemeine biologische Gesetz: je früher und je häufiger eine Pflanzen- oder Tierart sich fortpflanzt — gleichgültig ob ungeschlechtlich oder geschlechtlich — um so kleiner werden die Individuen und auf um so niedrigerer Entwicklungsstufe stehen sie (Spencer). Je tiefer eine Pflanzenform steht, um so früher und schneller tritt der Vorgang der „Trennung" ein, z. B. bei den Bakterien, wo mit jeder Zellteilung auch Fortpflanzung verknüpft ist, während die höchste Organisation und bedeutendste Grösse durchgehends bei den Pflanzen erreicht wird, welche am längsten mit ihrer Fortpflanzung warten, nämlich bei den Bäumen. In all diesen Erscheinungen wird der Einfluss der in so viele Lebens-

äusserungen tief eingreifenden Konkurrenz zwischen Erhaltung des Individuums und Erhaltung der Art deutlich.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet existiert kein tieferer Unterschied zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung; immerhin besteht doch, besonders wenn wir auch das Verhalten der Pflanzen äusseren Faktoren gegenüber in Betracht ziehen, ein wesentlicher Unterschied einerseits zwischen der vegetativen Tätigkeit inklusive ungeschlechtlicher Fortpflanzung und andererseits der geschlechtlichen Fortpflanzung, welche bei den höheren Pflanzen, die wir hier besonders im Auge haben, durch Bildung von Blüten eingeleitet wird. Die Bildung von Blüten stellt oft ganz andere Anforderungen als die rein vegetativen Lebensäusserungen, und sehr oft können wir besondere Phasen im Leben der Pflanze als Periode der Blüte scharf abgrenzen.

369. Übergang von vegetativen Perioden zur Blüte. Der bestimmende Vorgang ist hier vor allem in der Anlage von Blütenknospen zu suchen. Hierzu bedarf es unter anderem der Häufung einer bestimmten Menge organischen Materials, der Gegenwart von Vorratsstoffen in den Geweben. Dass Waldbäume, z. B. die Buche, nicht in jedem Jahre (reichlich) blühen, und dass daher nur in gewissen Zwischenräumen gute „Buchenmastjahre“ eintreten, steht im Einklang mit der Bedeutung der Häufung von Vorratsstoffen; ein solches „Mastjahr“ erschöpft eben durch die Erzeugung reichlicher Samenmengen einen grossen Teil der in den Jahrringen der Buche abgelagerten Reservestoffe. Der Einfluss äusserer Faktoren macht sich hierbei in hohem Grade geltend; je besser die Bedingungen für die Anhäufung von Vorratsstoffen sind, um so frühzeitiger und um so reichlicher erfolgt Blütenansatz. In einem sonnigen und warmen Sommer werden viele Blütenknospen angelegt, und in dem darauffolgenden Jahre stehen dann die Holzpflanzen in reicher Blüte. Der warme sonnige Sommer des Jahres 1899 in Dänemark bedingte den dort einzig dastehenden Blütenreichtum des Frühlings 1900.

Dagegen wird die Blütenanlage in feuchten, kühlen und sonnenarmen Sommern verzögert. In solchen Fällen wird den Trieben von den Wurzeln Wasser mit darin gelösten Salzen in bedeutenden Mengen zugeführt, während auf der anderen Seite die Kohlensäureassimilation herabgestimmt ist; dieses Verhältnis zwischen der Stoffbildung in den Blättern und der Wurzeltätigkeit veranlasst gewissermassen die Pflanze zur Anlage und Entwicklung von blattragenden Sprossen auf Kosten der Blütenbildung. Eine Reihe von Erfahrungen aus der Praxis des Gartenbaues gehört hierher. Obstbäume bilden oft kräftige beblätterte Triebe, aber nur keine oder nur wenige Blütenknospen; das ist besonders oft der Fall in reich gedüngter Erde mit guter Wasserzufuhr, und dieser Mangel an Fruchtbarkeit kann hier also selbstverständlich nicht in unzureichender Zufuhr von Nährstoffen begründet sein. Durch Zurückschneiden der Wurzeln lässt sich oft erreichen, dass der Baum im folgenden Jahre zum Blühen kommt. Dasselbe tritt ein, wenn man einen Rindenring abträgt (Ringelung, vergl. S. 374); durch die Ringelung

wird die Auswanderung der in den Blättern erzeugten Stoffe aus dem betreffenden Zweige verhindert, die Anhäufung von Vorratsstoffen steigt und damit wird eben auch die Pflanze zur Bildung von Blüten angeregt. Wird der Holzteil, etwa durch Abknicken eines Zweiges, beschädigt, so wird auch die Zufuhr von Wasser usw. geringer, und auch dadurch wird die Neigung zur Bildung von Blüten gesteigert. — Auch gewisse anorganische Nährstoffe, wie z. B. salpetersaure und Ammoniaksalze, beschleunigen, im Übermass geboten, wie es scheint, die Entwicklung von belaubten Sprossen und wirken damit (korrelativ) der Bildung von Blüten entgegen oder verzögern diese doch, während rein mineralische Düngung (Phosphate) die Blüte, z. B. bei den Gräsern, zu begünstigen scheint. Doch widersprechen sich die Angaben über diesen Punkt noch vielfach im einzelnen.

Fassen wir unser Wissen auf diesem Gebiete zusammen, so können wir sagen, dass ein Übermass der durch die Wurzel zugeführten Stoffe, sogenannten „Rohstoffe", besonders Wasser (und vielleicht auch stickstoffhaltige Salze), die Pflanze gewissermassen zu anhaltender Assimilation, zur Verlängerung ihrer vegetativen Tätigkeit zwingen, während reichliche Beleuchtung (durch die damit verknüpfte lebhafte Kohlensäureassimilation und starke Verdunstung, vielleicht auch durch eine besondere „blütenbildende" Einwirkung von Lichtstrahlen?) und sparsame Wasserversorgung die Neigung zum Blühen bei der Pflanze erhöhen. Das eigentlich Bestimmende hierbei ist wohl das Verhältnis zwischen der produzierten Menge von organischem Material und den von der Wurzel zugeführten „Rohstoffen". Aus diesem Grunde sind auch, wie wir gesehen haben, die Folgen einer Beschädigung sowohl des Holzteils als auch der Rinde die gleichen: im ersteren Falle wird die Zufuhr von Wasser usw. vermindert, im zweiten Falle steigt die Menge von organischem Material im Spross. Damit stimmt auch die Tatsache überein, dass ein ganz junges Auge von einem austreibenden Spross einer zweijährigen Pflanze von Beta, wenn es in eine im ersten Jahre stehende Wurzel gepfropft wird, sich zu einem Laubspross entwickelt, während es unter normalen Umständen zu einem Blütenspross geworden wäre (Vöchting).

Immerhin kann das Verhältnis zwischen gespeichertem Vorrat und zugeführtem Wasser usw. nicht das einzige Moment sein, welches die Blütenbildung reguliert. Verhältnisse, welche im ganzen genommen der Pflanze schädlich sind, führen oft zur Blüte; die Pflanze hat im Interesse der Erhaltung der Art das Bestreben sich fortzupflanzen. Dieser Fall tritt bei manchen Krankheiten ein, wenn z. B. von Pilzen stark angegriffene Bäume Blüten in grossen Mengen anlegen (Rostrup u. a.). Auch darin zeigt sich ein Gegensatz zwischen vegetativer Tätigkeit und geschlechtlicher Fortpflanzung, dass Individuen mit besonders lebhaftem vegetativem Wachstum weniger zum Ansatz von fruchtbaren Blüten neigen als langsamer wachsende. So fand Nobbe, dass diejenigen Levkojensamen ein und derselben Probe, welche die grösste Keimungsgeschwindigkeit (vergl. § 365) besassen, Pflanzen mit gefüllten Blüten gaben, während aus den langsam keimenden Samen Pflanzen mit fertilen, also typischen Blüten hervorgingen. Auch überlagerte Samen, z. B. von der Melone, sollen schwächere, aber fruchtbarere Individuen geben als Samen von der Ernte des letztvergangenen Jahres. Wie weit alle diese Erscheinungen unter den gleichen Gesichtspunkt wie die übrigen hier mitgeteilten Erfahrungen gebracht werden können, lässt sich heute noch nicht entscheiden. — Auch bei den niederen Pflanzen stellen die verschiedenen Fortpflanzungsvorgänge und die rein vegetativen Prozesse verschiedene Anforderungen an

die äusseren Faktoren; die an sich interessanten Ergebnisse von Spezialuntersuchungen (Klebs) lassen sich indessen noch nicht unter allgemeine Gesichtspunkte resumieren.

370. Blüte. Bei vielen krautigen Pflanzen lässt sich keine ausgeprägte Blühperiode bestimmen; sowie die allerfrüheste Jugendzeit vorüber ist und die Assimilation einige Zeit im Gange war, gehen die weitere vegetative Entwicklung und das Blühen nebeneinander her; die Blüten werden in den Blattachseln angelegt, wie z. B. bei Linaria Cymbalaria, Disandra u. m. a. In den meisten Fällen aber lässt sich eine ziemlich ausgesprochene Blühperiode feststellen, und die sich daraus ergebenden Typen haben wir bereits auf S. 70 ff. in einer Übersicht zusammengestellt. Es liegt also zum Teil in der besonderen Natur der Pflanzenart, ob sie unter normalen äusseren Bedingungen zum Blühen kommt, zum Teil aber sind es gerade die äusseren wechselnden Faktoren, welche darüber bestimmen, ob überhaupt Blüten angelegt werden oder nicht, beziehungsweise ob die Blütenbildung verzögert oder beschleunigt wird. Viele typisch zweijährige Pflanzen können in warmen trockenen Jahren, besonders wenn sie zeitig ausgesäet wurden, schon im ersten Jahre zur Blüte gelangen (z. B. Schossen der Rüben). Auch für die Entfaltung der angelegten Blüten sind oft günstigere Bedingungen erforderlich als für das Austreiben vegetativer Organe; diese letzteren ertragen grössere Extreme, sowohl was Temperatur als Feuchtigkeit anlangt. — Damit hängt die Erscheinung zusammen, dass bei zeitigem Treiben von Zwiebelgewächsen und blühenden Sträuchern häufig die vorhandenen Blütenanlagen leiden (besonders vertrocknen), während die Laubblätter rasch heranwachsen. Die Blütenknospen sind in solchen Fällen empfindlicher gegen die erhöhte Temperatur; vielleicht wird auch durch das schnelle Wachstum der belaubten Triebe den Blütenknospen Wasser entzogen.

Die Blüte ist besonders durch die Vorgänge der Befruchtung charakterisiert, von welchen im Kap. 46 ausführlich die Rede war. Im grossen ganzen muss die geschlechtliche Fortpflanzung wohl noch andere und vorteilhaftere Wirkungen bedingen als einfach die Vermehrung der Anzahl von Individuen, denn das liesse sich ja eben so gut auf ungeschlechtlichem Wege erzielen; dass die zu erreichenden Vorteile wirklich von besonderer Wichtigkeit sind, lässt sich aus der Sorgfalt, mit welcher in der Natur die Befruchtung gesichert wird, sowie aus den vielen eigenartigen Vorrichtungen für Fremdbestäubung bei den Phanerogamen entnehmen, von welchen im Kap. 52 die Rede war. Man hat angenommen, dass fortgesetzte vegetative Vermehrung auf die Länge ungünstig sein müsse und zu einer Schwächung der Individuen führe, eine Anschauung, welche mit den Fällen übereinstimmt, in welchen Selbstbefruchtung angeblich schwächliche Nachkommenschaft zur Folge hat. Doch kann diese Anschauung nicht auf allgemeine Gültigkeit Anspruch machen, denn einerseits findet bei vielen Phanerogamen Selbstbefruchtung statt (vergl. § 340) und viele andere können sich vegetativ vermehren (Arten von Musa mit samenlosen Früchten usw., siehe § 343), andererseits scheint bei höheren Pilzen Befruchtung oft vollständig zu fehlen (S. 487). Verschiedene Arten verhalten sich also verschieden, und an und für sich besteht kein Hinderungsgrund für die Annahme, dass rein ungeschlechtliche Fortpflanzung in vielen Fällen von Vorteil sein kann. Ebenso-

wenig besitzt die Annahme allgemeine Gültigkeit, dass der Vorteil der geschlechtlichen Fortpflanzung in der grösseren Variabilität der Nachkommenschaft und eventuell im Auftreten neuer Formen liege. — Für Infusorien ist es mit Sicherheit nachgewiesen, dass normalerweise nur mehrere Hunderte von Generationen, also in begrenzter, wenn auch nicht unbedeutender Zahl, ohne Befruchtung aufeinander folgen können (Maupas).

371. Reifeperioden. Der Ausdruck Reifung wird für ziemlich verschiedene Prozesse gebraucht, welche zu einem — endgültigen oder vorläufigen — Abschluss einer Organisations- oder Stoffwechseltätigkeit führen. Man spricht von „reifem" Pollen, von zur Befruchtung „reifen" Eizellen, von „blühreifen" Pflanzen usw. Im engeren Verstand gebraucht man das Wort Reifung für den Abschluss der Entwicklung 1. von Samen und anderen Vorratsorganen, 2. der Jahrringe des Holzes und 3. von Samengehäusen, besonders von saftigen Früchten (Obst).

Die Reife der Samen folgt auf die Blüte, deren normales Resultat ja eben der Samenansatz ist. Wo das Leben des Individuums mit diesem Vorgang abschliesst, ist die letzte Lebensperiode ganz ausgeprägt die der Reife; so z. B. bei einjährigen und zweijährigen Pflanzen. Bei den Bäumen, von denen ja viele im Frühjahr vor der Entfaltung des Laubes blühen, ist der Zeitraum zwischen der Blüte und den letzten Stadien der Samenreifung meist lang, und oft spielen sich die für die Reifung charakteristischen Prozesse erst gegen den Herbst zu energischer ab. Solche Bäume reifen also ihre Früchte erst im Spätjahr, während z. B. die Samen der Ulme mitten im Sommer reifen. Hier fällt also die Periode der Reifung, was die Samen anbelangt, mitten in die vegetative Lebenstätigkeit des Gesamt-Individuums.

Der Entwicklungsgang und der allgemeine Bau der Samen ist im Kap. 53 geschildert worden, und von den für die Reifung charakteristischen Stoffwechselvorgängen ist auf S. 391 bereits des näheren die Rede gewesen; sie führen zur Bildung und Ablagerung von Reservenährstoffen. Hier soll nur noch die

Ernährung des Embryos besprochen werden. So lange die junge Pflanze im mütterlichen Körper eingeschlossen ist, lebt sie gewissermassen als Parasit in der Mutterpflanze, von welcher sie ihre gesamte Nahrung bezieht. Zur Ernährung des Embryos oder als Vermittler für die Zufuhr von Nährstoffen dienen vermutlich die Synergiden und Antipoden (Fig. 475) oder Teile des Nucellus und die Integumente, welche im Laufe der Entwicklung resorbiert werden und in welchen manchmal Stärke und andere Nährstoffe vorübergehend gehäuft werden. Oft finden sich im Grunde des Nucellus besondere langgestreckte Zellen mit kleinen Stärkekörnern (z. B. bei Crocus), welche offenbar die Bahn bezeichnen, durch welche dem Embryo Nahrung zufliesst. Bei einer Reihe von Sympetalen gehen aus dem Embryosack eigene Haustorien in das dicke Integument, welche zweifellos dem Transport von Nährstoffen zum Embryo dienen. Der Embryoträger (Suspensor) ist manchmal ein dünner Faden (Fig. 484), manchmal aber auch eine mächtige, mit Nährstoffen angefüllte Gewebsmasse, welche augenscheinlich unmittelbar zur Er-

nährung des Embryos dient (viele Papilionaceen, Caryophyllaceen, Geraniaceen u. a.). — Bei Gräsern und Palmen besteht das Wurzelende des Embryos manchmal aus einer grossen Gewebsmasse, in welcher die Keimwurzel wie ein endogener Körper eingeschlossen liegt; dieses Gewebe ist wahrscheinlich dem Embryoträger homolog, und dieser selbst ist vielleicht das untere Ende des hypokotylen Gliedes, innerhalb dessen die Keimwurzel endogen angelegt wird, wie es bei den Wurzeln allgemein der Fall ist (s. S. 22).

In den meisten Fällen steht der Embryoträger wohl indirekt insofern im Dienste des Embryos, als er aus der Mutterpflanze Nahrung zum Embryo hinführt. Diesem Zwecke ist er z. B. bei einigen Orchideen dadurch besonders angepasst, dass fadenförmige, zum Teil hyphenähnlichen Zelle von ihm ausgehen und in die Placenta hineinwachsen, welcher sie vermutlich Nährstoffe entnehmen (Fig. 604).

Fig. 604. Embryo einer Orchidee (Phalealopsis grandiflora) mit Fäden, welche vom Funiculus ausgehen (Treub).

372. Die Reifung der vegetativen Vorratsorgane zeigt ganz entsprechende Stoffwechselprozesse wie die der reifenden Samen (S. 391).

Die überwinternden Teile mehrjähriger Kräuter dienen gewöhnlich zur Speicherung von Reservestoffen; in vielen Fällen aber wird nur ein Teil derselben besonders zu Vorratsorganen ausgebildet: Speicherwurzeln (S. 74), Knollen (S. 78) und Zwiebeln (S. 80). In allen diesen Organen treten verhältnismässig mächtige Gewebe von dünnwandigen Parenchymzellen auf; jedoch lassen sich durchaus nicht immer scharfe Grenzen zwischen Mark-, Holz- und Markstrahlenparenchym ziehen. Die mechanischen Gewebe sind meist stark reduziert; das gleiche gilt meist auch für die Leitungsstränge. In der Regel erscheinen Gefässe und Siebstränge isoliert im Parenchym, und die Gefässe sind dann die einzigen verholzten Elemente. In gewissen Fällen, bei besonders dicken Knollen und Speicherwurzeln, werden im Innern sekundäre, konzentrische Stränge ausgebildet (S. 281), welche namentlich aus Siebgewebe bestehen. Oft begrenzen Korkschichten die Knollen nach aussen. Beispiele:

1. Die Knolle der Kartoffel ist auf S. 79 behandelt worden. Sie besteht überwiegend aus stärkeführenden, dünnwandigen Parenchymzellen (Fig. 194, 196), hauptsächlich Holzparenchym, mit geringem Mark und Rinde, in welchen schwache Leitungsstränge verlaufen. Das Cambium erscheint als deutliche Linie. Zu äusserst liegt Kork. 2. Im Kohlrabi (Brassica oleracea f. gongylodes; Fig. 121) ist ausschliesslich das Mark mächtig entwickelt; es führt sekundäre Leitungsstränge. 3. Vom abweichenden Bau der Beta-Wurzel ist auf S. 280 die Rede gewesen; hier werden Rohrzucker sowie Eiweiss und verwandte Körper gespeichert, jener besonders im Parenchym zwischen den Strängen. 4. Die Knollen von Orchis und anderen verwandten Orchideen (S. 74) führen eine Menge von Leitungssträngen vom gleichem Bau wie das typische Leitungssystem der Wurzel. Sie liegen in einem sehr schleimreichen Parenchym (S. 147) eingebettet.

Die Reserven der Bäume und Sträucher. In den baumartigen Stämmen und Wurzeln entstehen die Nahrungsvorräte aus den Stoffen, welche ihnen aus den Blättern zugeführt werden. Die Reservenährstoffe werden besonders in folgenden Geweben abgelagert: Holzparenchym, Markstrahlen, Mark, Rinde; ferner in bestimmten Fällen in Holzfasern, gefächerten Holzfasern, Ersatzfasern und anderen Zwischenformen zwischen mechanischem und Leitungsgewebe. Der in unseren Bäumen am häufigsten gespeicherte Körper ist, ausser Eiweiss, Stärke. Bei vielen Bäumen indessen (Linde, Birke u. a.) wird die Stärke im Verlaufe des Herbstes vollständig zu Öl umgebildet; gegen das Frühjahr zu tritt dann wieder Stärke auf. Beim Eintritt der Periode des Laubausschlags wird ein grosser Teil der Stärke in Zucker umgewandelt; vergl. S. 377. — Immergrüne baumartige Pflanzen besitzen auch in den Blättern gewisse Vorräte. Die Winterknospen führen selbst bedeutende Vorräte an Reservenährstoffen; wie bei vielen Samen kommen hier verdickte Zellwände vor, welche später aufgelöst werden (z. B. Esche u. a.). Unmittelbar unter der Knospe sind oft besondere Vorräte abgelagert.

Bei mehrjährigen Kräutern und bei den Bäumen bedeutet die Reife der Vorratsorgane oft sehr augenfällig einen Abschluss der vegetativen Tätigkeit für das betreffende Jahr. Wenn das Laub welkt oder von den Bäumen abfällt, sind jedoch die Reifeprozesse noch nicht abgeschlossen, wie schon aus der langsamen Umwandlung der Stärke in Fett in vielen Bäumen hervorgeht. — Die Zeiten für den Laubabwurf und die Lebensdauer des Laubes unserer gewöhnlichsten Freilandbäume sind in § 366 zusammengestellt.

Das Reifen des Holzes ist ein etwas vager Begriff, der sowohl den Abschluss der Entwickung des Jahrrings, namentlich der Verdickung der Wände des Sommerholzes als auch die Ablagerung der Reservenährstoffe im Holze umfasst. Viele Bäume aus wärmeren Klimaten reifen bei uns ihr Holz nicht aus und können wohl zum Teil deswegen unsern Winter nicht ertragen. Das gleiche ist sehr oft mit Sommertrieben der Fall, z. B. bei der Eiche.

Über das Reifen saftiger Früchte vergl. S. 392.

373. Unter **Ruheperioden** versteht man die zeitweilige Unterbrechung des Wachstums, welches bei vielen Pflanzenorganen normaler Weise auf bestimmten Entwicklungsstufen eintritt. Dabei sind es bald die vollständig angelegten Sprosse, wie z. B. in den Winterknospen zahlreicher Bäume, bei vielen Zwiebeln und Rhizomen, welche sich im Ruhezustande befinden, bald handelt es sich um das nur wenig entwickelte „Auge", wie z. B. bei der Kartoffelknolle; die meisten ruhenden Samen besitzen einen vollständig entwickelten, oft ziemlich grossen Embryo, z. B. die Buche, während andere wieder einen ganz schwachen, kaum sichtbaren Embryo führen, z. B. Eranthis; bei den Pilzen finden wir solche Ruheperioden sowohl bei Sklerotien, z. B. Mutterkorn, als auch bei den grossen Zygosporen (Mucor) und staubfeinen Sporen (z. B. den Wintersporen der Rostpilze).

Solange all diese Organe sich im Ruhestande befinden, lassen sie sich auch durch die günstigsten Lebensbedingungen nicht zu weiterer Entwicklung anregen; erst wenn die Ruheperiode vorüber ist, tritt das Wachstum mit steigender Lebhaftigkeit ein. Schon daraus geht hervor, dass die Ruheperioden nicht mit dem vollständigen oder so gut wie vollständigen Still-

stand der gesamten Lebenstätigkeit verwechselt werden dürfen, welche starke Kälte oder Austrocknen bei vielen Pflanzen oder Organen hervorrufen können, ohne damit gleichzeitig deren Tod hervorzurufen. Ruheperioden unterscheiden sich von derartiger, durch ungünstige Bedingungen unmittelbar der Pflanze aufgezwungene Untätigkeit (Starre) dadurch, dass sich in den Pflanzen, welche ruhende Organe tragen — und vielleicht auch in diesen selbst — ein deutlicher, oft sogar ziemlich lebhafter Stoffwechsel abspielt. Dieser Stoffwechsel äussert sich unter anderem durch eine keineswegs unbedeutende Atmung (Beispiele s. S. 286) und durch ein dadurch bedingtes Schwinden an Trockensubstanz, während Organe in wirklicher Starre fast unverändert bleiben.

Zur richtigen Beurteilung der Verhältnisse in der Natur müssen wir uns daran erinnern, dass natürlich auch während der Ruheperiode totale Untätigkeit eintreten kann, wenn z. B. im Winter grosse Kälte oder wenn Wassermangel herrscht, wie bei vielen trocken aufbewahrten Samen. In diesen Fällen hört praktisch genommen alle Lebenstätigkeit auf. Bei einer Reihe von Weidenarten und bei vielen Frühlingspflanzen ist die Ruheperiode zu einem Zeitpunkt schon vollkommen vorbei, zu welchem die Winterkälte noch stark genug ist, um das Wachstum fast unmöglich zu machen. In solchen Fällen befinden sich die Organe nicht in Ruhe, sondern in einer Kältestarre. Ebenso verhält es sich mit Samen, welche die Ruheperiode überstanden haben, aber trocken daliegen, sie befinden sich in Trockenstarre, nicht in Ruhe.

Im Gegensatz zu der durch äussere Bedingungen hervorgerufenen Untätigkeit ist die Ruhe ein Ausdruck für periodisch auftretende innere Zustände in der Pflanze. Das zeigt sich am deutlichsten in feuchten und warmen tropischen Gegenden, in welchen es keine ausgeprägte Periodizität im Klima gibt. Im sogenannten tropischen Regenwald gibt es weder Sommer noch Winter, weder Frühjahr noch Herbst; der Wald ist das ganze Jahr hindurch blütenreich. In dem Leben dieser Wälder als Ganzes genommen, kann man nun ebenso wenig von einer Periodizität reden. Nichtsdestoweniger aber finden wir deutlich markierte, wenn auch meist kurze Ruheperioden für das einzelne Pflanzenindividuum, oder für den einzelnen Spross. Verschiedene Sprosse des gleichen Baumes verhalten sich verschieden, und zwar in der Art, dass die Knospen ihre Ruheperiode zu verschiedenen Zeiten durchmachen können. Daraus ergibt sich, dass ein und derselbe Baum an seinen verschiedenen Zweigen und Ästen verschiedene Phasen des Lebenslaufes aufweisen kann. Oft haben die Sprosse der erwähnten Gebiete mehrere Wachstums- und Ruheperioden im Jahre, und vergleicht man eine Reihe gleichaltriger und gleichbehandelter Bäumchen der gleichen Art, so kann man sie, was die Ausbildung, Ruheperiode und Austreiben der Knospen anbelangt, in sehr verschiedenem Zustande finden (Huber, Schimper).

Die Winterknospen unserer Bäume zeigen die Ruheperioden in der reinsten Form. Sie werden früh im Jahre angelegt und erreichen im

Laufe des Sommers langsam ihre volle Grösse. Der herbstliche Laubabwurf hat mit der Ruhe der Knospen, welche lange vor dem Laubabwurf eingetreten ist, nicht das geringste zu tun; auch die Knospen immergrüner Bäume zeigen ja eine ausgeprägte Ruheperiode. Die Knospen befinden sich genau genommen schon unmittelbar nach ihrer Anlage im Ruhezustande. Die Ruhe der Knospen steht ebenso wenig in einem Abhängigkeitsverhältnis zur „Reife des Holzes", etwa derart, dass vorgeschrittenere Reife des Holzes bedingen sollte, dass die Knospen bei künstlichem Treiben leichter zum Ausschlagen zu bringen wären. In Klimaten mit ausgeprägter Winter- oder Trockenzeit tritt die Ruhe oft vor dieser Jahreszeit ein; die Anpassung an den Wechsel der Jahreszeiten liegt also durchaus nicht darin, dass überhaupt eine Ruheperiode eintritt, sondern dass diese letztere bereits vor der ungünstigen Jahreszeit sich einstellt und zwar, jedenfalls bei uns, zu einer Zeit, in welcher die äusseren Bedingungen noch günstige sind, ja noch weit bessere als im Frühjahr, wenn die Knospen ausschlagen.

Mit der Verlegung der Ruheperiode auf bestimmte Jahreszeiten hängt es auch zusammen, dass man in unseren Klimaten — im Gegensatz zu den tropischen Regenwäldern — nur geringe Variationen in der Ruhezeit zwischen den verschiedenen Knospen eines gegebenen Baumes findet. Immerhin fehlen solche Unterschiede doch nicht völlig, wie wir an den alljährlich zu unrechter Zeit, z. B. im November oder Dezember blühenden Trieben verschiedener Bäume sehen können. Hierher gehört auch das Auftreten von Sommertrieben („Johannistrieben"), in Bezug auf welche eine ziemlich grosse Variabilität vorhanden ist, da sie dem Einfluss äusserer Faktoren in bedeutendem Masse unterliegen.

Auch das Cambium hat eine ganz ausgeprägte Ruhezeit. Da indessen die Tätigkeit des Cambiums in engsten Beziehungen zur Laubentwicklung steht, so brauchen wir wohl nicht besonders bei den periodischen Schwankungen des Cambiums von Tätigkeit zur Ruhe und umgekehrt zu verweilen.

Die Wurzeln der Bäume haben, soweit aus den nicht immer völlig übereinstimmenden Untersuchungen hervorgeht, zwei Ruheperioden im Jahre. Die Neubildung von Wurzelverzweigungen geschieht am lebhaftesten im Frühjahr und hört im Hochsommer auf. Im Spätjahr beginnt dann von neuem ein deutliches Wachstum, welches im Winter wieder aussetzt (Resa, O. G. Petersen). Wie weit es sich hier um eigentliche Ruhe oder um eine durch die Kälte bedingte Untätigkeit handelt, ist noch nicht völlig aufgeklärt.

Auch Knollen- und Zwiebelpflanzen besitzen eine sehr ausgeprägte Ruheperiode. Zur Zeit der tiefsten Ruhe sind gewöhnlich sowohl Wurzeln als auch oberirdische Triebe abgestorben. Bei den Zwiebeln geht dem Austreiben der Knospen normalerweise die Bildung von Wurzeln aus dem sog. Zwiebelkuchen voraus. Doch kann sich der Spross bei trockenliegenden Zwiebeln, welche die Ruheperiode hinter sich haben, auch ohne Wurzelbildung entwickeln, wenn auch unter diesen Bedingungen heranwachsende Sprosse natürlich schwächer bleiben. Besonders für Zwiebelpflanzen gilt die Tatsache, dass die Ruhe durchaus nicht immer an die kühlere Jahreszeit

gebunden ist; unsere Frühjahrspflanzen mit Zwiebeln, wie Gagea, Galanthus und andere sowie Eranthisknollen und Anemonenrhizome haben ihre Ruheperiode im Sommer und beginnen erst im Herbst ihr Wachstum, welches dann im Winter durch die Kälte gehemmt wird. Diese Pflanzen sind, wie es scheint, an die Ausnützung der günstigen Beleuchtungsverhältnisse im Frühjahr, bevor das Laub der Bäume den Waldboden beschattet, angepasst. Doch zeigen auch diese Fälle deutlich, dass die Ruhe nicht direkt durch die Ungunst der äusseren Bedingungen hervorgerufen wird.

Reife Samen können in vielen Fällen sofort keimen, wenn sie in normaler Weise von der Mutterpflanze frei werden. Das gilt z. B. für Caltha palustris, Campanula rotundifolia und einige andere, ebenso für Erbsen und Roggen, welch letzterer wie bekannt bei feuchtem Wetter während der Ernte leicht in der Ähre keimt; Samen von einjährigen, „ephemeren" Arten (d. h. Arten, welche in einem Sommer mehrere Generationen hervorbringen) wie z. B. Stellaria media und andere keimen zweifellos gewöhnlich sehr schnell nach der Reife. Die Samen der allermeisten Pflanzenarten indessen machen eine kürzere oder längere Ruheperiode durch. So bleiben Gerstenkörner eine Woche bis mehrere Monate lang nach der Reife in Ruhe, bis die Keimung eintreten kann. Auch die Eicheln haben eine ganz kurze Ruheperiode. Als Beispiele für Samen mit längerer Ruhezeit seien die folgenden Arten genannt: Buche, Rose, Eranthis, Ahorn, Ulme, Esche, die Samen vieler Kräuter z. B. Primulaarten, Maiglöckchen usw. Bei der Ruhe der Samen handelt es sich um eine komplizierte Erscheinung, insofern in vielen Fällen wahrscheinlich besondere Ansprüche für die Keimung gestellt werden, welche uns noch unbekannt sind. Gewisse Samen keimen schnell, wenn sie erst stark ausgetrocknet und dann feucht gehalten werden, z. B. die meisten Arten von Gerste; bei anderen, z. B. der Esche, bringt vorübergehendes Austrocknen den Samen anscheinend in noch tiefere Ruhe. Dass hartschalige Körner (s. S. 591) nicht mit ruhenden Samen verwechselt werden dürfen, wie es häufig geschieht, verdient besonders hervorgehoben zu werden.

Bei den Samen zeigen sich oft grosse Variationen, aus denen uns eine Reihe von Widersprüchen in der Literatur erklärlich werden. Bestimmte Individuen ein und derselben Samenprobe können nämlich in andauernder Ruhe bleiben, während andere zur Keimung gelangen, z. B. Ulme, Elymus, Mistel, Agrostemma, gewisse Gerstenvarietäten u. a. Diese Erscheinung entspricht den für die Knospen der Bäume besprochenen Verhältnissen und besitzt wohl die gleiche biologische Bedeutung wie das Vorkommen von hartschaligen Körnern; offenbar kann die Verteilung der Keimung auf verschiedene Zeitpunkte gewisse Vorteile mit sich bringen.

Unreife Samen zeigen häufig, wenn sie auf nicht allzufrüher Entwicklungsstufe von der Mutterpflanze abgelöst und sofort in ein gutes Keimbett gelegt werden, ziemlich bedeutende Keimfähigkeit und dabei auch relativ grosse Keimungsgeschwindigkeit, und zwar sogar bei Arten, deren reife Samen typisch eine lange Ruheperiode durchmachen, z. B. Agrostemma,

Papaver, Mistel, Thlaspi arvense, Ulme und andere. Und viele Samen, welche in frisch reifem Zustande schnell keimen, z. B. gelber Senf und andere zeigen erst eine hohe, darauf abnehmende und endlich wieder ansteigende Keimfähigkeit.

Zur Illustration dieser Verhältnisse seien einige Zahlen mitgeteilt (Johannsen), welche sämtlich für Samen gelten, die unmittelbar aus dem Samengehäuse entnommen und zur Keimung in feuchtes Filtrierpapier eingelegt worden waren. Die Zahlen geben die prozentische Anzahl der Samen, welche im Laufe einiger Wochen zur Keimung gelangten; die Versuchsdauer und Behandlung waren natürlich die gleichen für alle Parallelversuche.

Samen von	Reifegrad, Aussehen und prozentische Keimungsfähigkeit der Samen.		
	kaum gereift	reifer	voll ausgereift
Thlaspi arvense	grün 62	gelb 10	schwarz 0
Calendula	grün 38	grau 4	grau 15
Gelber Senf	grün 49	gelb 16	gelb 81
Agrostemma	weiss 39	bräunlich 10	schwarz 1
Papaver	weiss 19	bräunlich 1	

Diese Zahlen zeigen für Calendula und gelben Senf ein durchgeführtes Schwingen, d. h. Abnahme und Ansteigen der Keimfähigkeit; die anderen Fälle zeigen bloss die Abnahme, dass aber eine Zunahme erfolgt, wenn der Ruhezustand nach und nach aufhört, ist selbstverständlich. Bei den Samen zeigt sich also mehr oder weniger deutlich eine anfangs ziemlich grosse, darauf abnehmende und endlich — nach kürzerer oder längerer Zeit — wieder ansteigende Fähigkeit zur schnellen Entwicklung.

Entsprechende Schwankungen lassen sich auch bei den Winterknospen der Bäume beobachten. Am einfachsten zeigen sie sich bei Entlaubungsversuchen. Entlaubt man einen unserer Laubbäume im Frühsommer, so treiben die jungen, in langsamer Entwicklung begriffenen, „unreifen“ Knospen schnell aus, anstatt sich nach und nach zu Winterknospen weiter auszubilden. Die Entlaubung wirkt also ganz ähnlich, wie die Unterbrechung der Verbindung mit der Mutterpflanze auf unreife, noch nicht fertig entwickelte Samen. Führt man die Entlaubung zu einer späteren Zeit des Sommers aus, so tritt keine Wirkung ein; die Knospen sind nun bereits vollständig oder beinahe vollständig ausgebildet und stehen schon tiefer in der Ruheperiode. Bei den angeführten Samen und bei den Winterknospen veranlasst also eine an noch ganz „unreifen“ Organen ausgeführte kleine Operation Keimung oder Laubausschlag, welche sich beide zu einem späteren Zeitpunkt nicht mehr willkürlich hervorrufen lassen; später können ebensowohl Keimung als auch Laubausschlag erst eintreten, wenn die Ruhezeit vorüber ist.

374. Die Ruheperiode zerfällt also in drei Phasen: 1. die Vorruhe, in welcher die Organe mit ihrer vorläufigen Entwicklung noch nicht zu Ende

sind und verhältnismässig leicht zu raschem Wachstum zu bringen sind, 2. die Mittelruhe, während welcher die Organe nicht aus der Ruhe zu bringen sind und 3. die Nachruhe, in welcher Phase die Organe nach und nach wieder und in steigendem Grade die Fähigkeit zu raschem Austreiben oder Keimen erlangen. Diese Norm gilt, wie es scheint allgemein, auch für Rhizome, Zwiebeln und Knollen; auch hier veranlasst die Entlaubung in einem frühen Stadium das Austreiben der jungen, normal zur Ruhe bestimmten Knospen.

Übrigens können die drei Ruhephasen, besonders die Mittelruhe, von ziemlich verschiedener Dauer sein; während z. B. die Winterknospen der Buche von Mitte August bis gegen Februar in Mittelruhe sein können, beträgt diese z. B. bei gewissen Varietäten von Syringa vulgaris nur 6—7 Wochen, und bei den Kätzchenknospen von Salix acutifolia kann kaum die Rede von einer eigentlichen Mittelruhe sein, wenn wir in diesen Fällen der Abgrenzung der Phase die Ätherwirkung zugrunde legen.

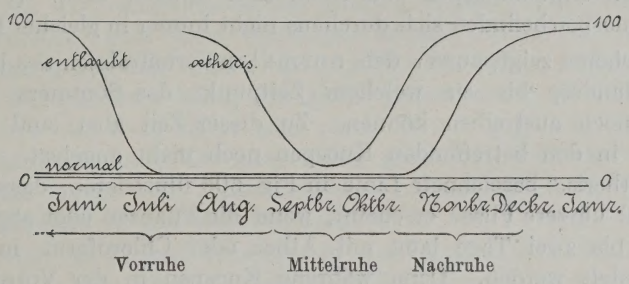


Fig. 606. Schematische Darstellung des Verlaufs der Ruheperiode bei der Syringa (Sorte Charles X, 1897). Die Figur veranschaulicht das Verhalten normaler, entlaubter und ätherisierter (aetheris.) Pflanzen. Die mit *0* bezeichnete unterste wagrechte Linie bedeutet vollständige Ruhe, kein Wachstum. Die Linie *100—100* bezeichnet den höchsten Grad der Wachstumsfähigkeit. Keine dieser beiden Grenzen wird je von allen Knospen eines Baumes gleichzeitig erreicht. Das Schema drückt den Durchschnittszustand der kräftigeren oberen Knospen von Pflanzen gleicher Kultur aus. (W. J.)

Die ganze „Ruheschwingung" bei den Winterknospen der Bäume lässt sich wohl am besten veranschaulichen, wenn wir eine bestimmte Pflanze als Beispiel vorführen; wir wählen dazu den Flieder (Syringa vulgaris). Die Winterknospen befinden sich von ihrer ersten Anlage an in Vorruhe bis gegen Ende August, darauf in Mittelruhe bis gegen November; später tritt dann die Nachruhe ein. Diese letztere währt solange, bis sämtliche Knospen gegen Ende Dezember ganz aus der Ruhe herausgetreten sind und jetzt nur durch die Kälte in mehr oder weniger vollkommener Untätigkeit gehalten werden. Für verschiedene Varietäten und in verschiedenen Jahren, sowie bei verschiedener Züchtungsart und Pflege, können sich die Zeitpunkte für die einzelnen Ruhephasen etwas verschieben; die angeführten Zeitpunkte sind daher nur als ganz allgemeine Angaben aufzufassen.

Man kann die Ruheschwingung durch ein einfaches Schema wie das in Fig. 606 wiedergegebene veranschaulichen. Die mit *0* bezeichnete unterste wagrechte Linie gibt den tiefsten Stand der Neigung zum Wachstum an,

d. h. vollständige Ruhe, absolut kein Wachstum, selbst unter günstigen Bedingungen. Die mit *100* bezeichnete oberste wagrechte Linie bezeichnet den höchsten Grad der Wachstumstätigkeit, wie sie sich etwa bei einer Temperatur von ungefähr 20° zeigen kann. Höchstwahrscheinlich wird keine dieser Grenzen jemals, jedenfalls nie gleichzeitig, von allen Knospen eines Baumes erreicht. Das Schema drückt den Durchschnittszustand sämtlicher blütenbildender oder blütenführender Knospen einer Reihe von Syringenpflanzen bei gleicher Kultur aus. Da nun zwischen diesen Knospen keineswegs unwesentliche individuelle Unterschiede bestehen, so kommen eben die gleichmässigen Übergänge zustande, wie sie im Schema erscheinen. Für eine einzeln für sich betrachtete Knospe würde der Übergang zwischen den Phasen der Ruheperiode unvermittelter zutage treten. In der Praxis lohnt sich das Treiben natürlich nur, wenn sich eine nicht zu geringe Mehrzahl der wertvollen Blütenknospen zum Austreiben bringen lässt. (Laubknospen und Blütenknospen befinden sich durchaus nicht immer in gleicher Ruhephase.)

Das Schema zeigt, ausser den normalen Verhältnissen des betreffenden Syringenbestandes, bis zu welchem Zeitpunkt des Sommers entlaubte Bäumchen noch austreiben können. Zu dieser Zeit aber sind die Blüten der Syringe in den betreffenden Knospen noch nicht angelegt. Ferner soll die mit „aetheris." bezeichnete Linie in Fig. 606 illustrieren, dass die Mittelruhe als viel kürzere Phase erscheint, wenn die Pflanzen oder abgeschnittene Zweige ein bis zwei Tage lang mit Äther oder Chloroform in passender Dosis behandelt werden. Denn während Knospen in der Vorruhe und in der Nachruhe nach solcher Behandlung rasch austreiben, wenn sie in ein Treibhaus mit 15—20° Wärme gebracht werden, so lassen sich Knospen in der enger begrenzten Mittelruhe durch dieselbe Behandlung nicht in gleicher Weise beeinflussen.

375. Ebenso wie Anaesthetica in hohem Grade störend in die Regulierung des Stoffwechsels eingreifen können, so können sie also auch — wenigstens zu einem gewissen Grade — die Regulierung der Ruhezeiten stören. Äther und Chloroform wirken in gleicher Weise, nur besitzt der letztgenannte Körper eine viel heftigere Wirkung und muss daher in weit schwächerer Dosis zur Anwendung gelangen. So werden 0,5—0,6 ccm flüssigen Äthers pro Liter Luftraum in der Regel eine passende Dosis für Zweige oder für ganze Bäumchen und dergl. sein, während Chloroform nur in Dosen von 0,05—0,08 ccm pro Liter Luftraum gegeben wird. In der Regel muss man die Anaesthetica zwei Tage lang etwa bei einer Temperatur von 15—20° einwirken lassen. Selbstverständlich müssen die Pflanzen in geschlossenen dichten Behältern gehalten werden; bei Versuchen mit Zweigen oder kleineren Pflanzen, wie Zwiebeln, Samen usw. kann man grosse Glasflaschen mit Kork verwenden, und der Äther oder das Chloroform wird auf einem Büschel Watte oder auf Filtrierpapier gegossen.

Das auffallendste Beispiel für die angeführte Wirkung beobachten wir bei den grossen Kätzchenknospen gewisser Weidenarten, besonders bei Salix acutifolia. Setzt man im September oder Oktober Zweige dieser Art in

Wasser, nachdem man sie vorher 1—2 Tage lang ätherisiert hat, so sieht man im Verlaufe von ganz wenigen Tagen die Kätzchenknospen ihre Knospenschuppen öffnen und die silberglänzenden Kätzchen erscheinen, während an nicht ätherisierten Zweigen noch gar keine Anzeichen für das Aufbrechen der Knospen vorhanden sind.

Oft vergeht indessen eine Woche oder auch mehr, bevor man die Wirkung des Äther- oder Chloroformrausches beobachten kann. Da die Ruhephase bei Bäumchen der gleichen Art oder Rasse grosse Unterschiede zeigen kann, während auf der anderen Seite der Unterschied zwischen gleichgestellten Zweigen am gleichen Bäumchen bei uns nur ganz gering ist, so wird es in vielen Fällen für die Frage, ob Äther in einem bestimmten Falle wirkt oder nicht, entscheidend sein, wenn man einige Zweige von ein und demselben Bäumchen ätherisiert, während andere Zweige des gleichen Bäumchens zur Kontrolle unbehandelt gelassen werden. Das lässt sich leicht dadurch erreichen, dass man diejenigen Zweige, welche nicht beeinflusst werden sollen, durch ein starkes Reagenzglas abschliesst; der Zweig wird durch einen durchbohrten Kork, der genau passen muss, in das Reagenzglas eingeführt. In das Glas selbst wird etwas Wasser gegossen, welches dann teils als Wasserverschluss die Absperrung garantiert, teils aber auch sofort jede geringste Menge von Äther aufnimmt, welche etwa durch die Luftkanäle des Zweiges in das Glas eindringt.

Wird nun die Pflanze entweder in der Vorruhe (hier denken wir bloss an den letzten Teil der Phase, in welchem Entlaubung kein neues Austreiben mehr hervorruft) oder in der Nachruhe ätherisiert, so sieht man, dass die Knospen nicht ätherisierter Zweige nicht austreiben, während die Knospen der ätherisierten Zweige bald zur Entwicklung gelangen. In der Mittelruhe dagegen treiben weder die abgesperrten noch auch die ätherisierten Knospen aus. Auch wenn die Ruhezeit vorbei ist, z. B. Ende Januar, ist kein Unterschied zwischen den abgesperrten und den ätherisierten Zweigen zu beobachten; jetzt treiben eben sämtliche Knospen aus. Die ätherisierten Zweige können sogar jetzt langsamer zur Entwicklung gelangen als die nichtbehandelten.

Aus all dem geht hervor, dass Ätherisieren und Chloroformieren von Pflanzen zum Zwecke des Treibens nur in der Vorruhe und Nachruhe zur Anwendung gelangen kann. In der Praxis operiert man besonders mit Pflanzen in der Nachruhe und es sind hauptsächlich Ziersträucher, welche bisher in grösserem Massstabe nach Behandlung mit anästhetischen Mitteln getrieben werden. Die Wirkung auf ruhende Samen ist meist nur eine geringe.

Man hat natürlich durch vielfache Untersuchungen die eigentliche Natur der Ruheperiode zu ergründen versucht und zahllose Versuche ausgeführt, um die Ruheperiode zu unterbrechen oder doch abzukürzen. Während das Ätherisieren und Chloroformieren zu dem genannten Zweck erst seit wenigen Jahren im Gebrauche ist, hat man seit langer Zeit Erfahrungen mit anderen Methoden gemacht. Besonders sind Austrocknen,

Abkühlen oder abnorm starkes Erhitzen als Mittel zur Verkürzung der Ruheperiode zur Anwendung gekommen.

Abkühlung ruhender Organe. Dass sich die Zweige vieler Baumarten treiben lassen, wenn sie einige Zeit der Kälte ausgesetzt waren, ist eine alte Erfahrung. Ganz entsprechendes gilt für viele Knollen und Zwiebeln sowie für Pilzsporen, z. B. für die Wintersporen gewisser Rostpilze. Das uns genauer bekannte Verhalten der Kartoffelknolle bringt uns dem Verständnis der vorliegenden Frage näher. Dass Kartoffeln gegen das Frühjahr zu „von selbst", sogar unter ziemlich ungünstigen Verhältnissen auszutreiben beginnen, ist bekannt, und ebenso, dass sie nach der Ernte lange Zeit nicht zum Keimen zu bringen sind, selbst wenn man ihnen die günstigsten Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse bietet. Bewahrt man indessen solche Kartoffeln einige Wochen lang in einem Eiskeller bei einer Temratur von etwa 0^0 auf, so keimen sie aus, wenn man sie von neuem in eine für das Wachstum günstige Temperatur bringt. Dagegen sind Knollen ganz der gleichen Art, welche zur Kontrolle bei ca. $12—16^0$ aufbewahrt wurden, nicht zum Keimen zu bringen, bis die Ruhezeit nach und nach von selbst zu Ende geht.

Abkühlung veranlasst unter anderem eine Erhöhung des Zuckergehaltes der Knollen. Diese Anhäufung von Zucker ist nicht gering; so enthielten (in Versuchen von Müller-Thurgau) Kartoffelknollen, welche 6—7 Wochen aufbewahrt wurden:

bei 0^0: 2,35 % Zucker (im Frischgewicht)
„ 3^0: 0,65 % „ „ „
„ 6^0: 0,35 % „ „ „

Bei 10^0 und darüber waren indessen nur Spuren von Zucker zu finden.

Es lag daher nahe, anzunehmen, dass diese Anhäufung von Zucker die Keimung bedinge oder doch begünstige; man dachte sich sogar, dass die Ruhezeit geradezu durch den Mangel an Zucker eingeleitet werde, insofern die Knospen geradezu durch Hunger zur Einschränkung ihres Wachstums auf ein ganz geringes Mass gezwungen würden. Diese Auffassung, welche scheinbar durch die Tatsache gestützt wird, dass der Stoffwechsel bei der Keimung und dem Ausschlagen der Laubknospen eben zur Bildung einer reichlichen Menge von Zucker führt, ist indessen nicht richtig. Es tritt nämlich auf Ätherisieren zu jedem Zeitpunkt der Ruheperiode eine solche Zuckerbildung ein, und der ganze Stoffwechsel nimmt — auf jeden Fall eine Zeitlang — den gleichen Charakter wie bei der Keimung an; in der Mittelruhe der Knollen aber hat der Äther keinen Einfluss auf die herabgestimmte Wachstumstätigkeit der Knospen. Der näher charakterisierte Stoffwechsel bestimmt also nicht ohne weiteres den Verlauf des Wachstumsprozesses. Im übrigen kennen wir eine ausgeprägte Ruheperiode bei der Zwiebel und anderen Organen, welche sowohl an Monosacchariden als Disacchariden sehr reich sind. Die Abkühlung muss daher, wenn sie überhaupt eine Wirkung hervorbringt, zweifellos unmittelbar auf die Wachstumsregulierung wirken.

Das Austrocknen ruhender Organe kann entsprechende Wirkung besitzen; durch Einschrumpfen von Zwiebeln und Knollen bis zu einem gewissen Grade lässt sich in vielen Fällen eine Verkürzung der Ruheperiode hervorrufen. Auch für viele, wenn auch nicht für alle Samen hat Austrocknen die gleiche Wirkung. Das gilt besonders für Samen, welche in der Regel nur eine sehr kurze Ruheperiode haben, wie insbesondere für unsere Getreidearten. Wenn das Getreide in den letzten Stadien der Reifung nicht genügend austrocknet, so kann bei einigen Arten nur ein verhältnismässig geringer Prozentsatz von Samenkörnern sofort keimen. Nun trocknet das Getreide bei uns vor der Ernte durchaus nicht immer genügend aus und daraus entstehen eine Reihe von Schäden. Unser Korn keimt in solchen Fällen kurz nach der Ernte oft sehr unvollkommen, eine Eigenschaft, welche z. B. das Malzen der Gerste unmöglich macht. Dass aber das Austrocknen solchen Kornmaterials die Keimfähigkeit in kurzer Zeit steigert, ist eine alte Erfahrung, welche sich durch folgendes Beispiel illustrieren lässt (Versuche von Batalin):

Frische, eben aus der Ähre genommene, vollständig entwickelte, noch feuchte Roggenkörner, wurden in drei Portionen A, B und C geteilt, und der Keimung überlassen: A ohne vorhergehende Behandlung, B nach unvollkommener Trocknung (die Probe lag einen Tag lang im Zimmer), C nach 24stündigem Trocknen bei ca. 40°. Im Verlauf einer Woche keimten:

von Probe $A = 32\,\%$; von $B = 44\,\%$; von $C = 91\,\%$.

Das Austrocknen hat nicht nur unmittelbar nach der Keimung diese Wirkung. Wenn es auch feststeht, dass Getreide, selbst wenn es bei der Aufbewahrung nicht merklich von seinem Wassergehalte abgibt, doch nach und nach „von selbst" immer bessere Keimfähigkeit erlangt, so ist diese doch keineswegs immer so hoch, wie es wünschenswert wäre. Nach dieser Richtung sind (Atterberg's) Versuche, welche zum Teil nach dem Januar angestellt wurden, sehr lehrreich. Gerstenproben mit einem Gehalt von 18—22 % Wasser zeigten eine Keimfähigkeit von durchschnittlich 65 %; wurden die Proben aber durch schnelles Trocknen in einem warmen Raum lufttrocken gemacht, so stieg die Keimfähigkeit auf 92 %, und bei langsamem Trocknen in einem kühleren Raum sogar auf 97 %.

Zur Erklärung dieser Wirkung des Austrocknens hat man annehmen wollen, dass das Trocknen den Abschluss der Reifung befördere, wodurch der Eintritt des Keimungsstoffwechsels und damit auch der Eintritt der Keimung selbst begünstigt werden sollte, wenn die Körner aufs neue befeuchtet wurden. Doch erscheint diese Erklärung gesuchter, als wenn man einfach eine unmittelbare Einwirkung auf die Wachstumsregulierung annimmt.

Erwärmen auf Temperaturen über 25—30° kann ebenfalls ein Mittel zur Unterbrechung der Ruheperiode sein. Diese Methode wird oft angewandt, besonders beim Treiben des Flieders, wobei die Pflanzen gleichzeitig im Dunkeln gehalten werden. (In allerneuester Zeit hat Molisch diese Methode für die Praxis systematisch dargestellt). Auch Kartoffelknollen können, wenn die Luft reichlich Zutritt hat, bei so hohen Wärmegraden viel früher zum Austreiben gebracht werden als bei normalen Verhältnissen (Schmid). Diese

Einwirkung der Wärme ist nicht identisch mit der gewöhnlichen, das Wachstum beschleunigenden Wirkung entsprechender Temperaturen, sondern ist wahrscheinlich ähnlicher Natur wie die eben besprochenen regulierungsstörenden Wirkungen von Ätherisieren, Austrocknen und Kälte.

Bei der Ruhe der Zwiebelpflanzen handelt es sich um eine komplizierte Erscheinung. Wenn z. B. bei Hyazinthen- und Tulpenzwiebeln die Wurzeln in schneller Entwicklung begriffen sind, so kommt auch das Wachstum des Triebes nach und nach in Gang; doch besteht kein bestimmtes Verhältnis zwischen Wurzelbildung und Sprossentwicklung. Ebenso wenig ist das Verhältnis zwischen dem Wachstum des Blütenschaftes und der Blätter ein feststehendes. Aus all dem geht hervor, dass beim Treiben von Zwiebeln ganz verschiedene Resultate zutage treten können, je nachdem die Zwiebeln früher oder später in die Erde gelegt wurden, kürzere oder längere Zeit kühl gelegen hatten, und endlich je nachdem sie bei höherer oder niederer Temperatur getrieben wurden. Hier macht sich eine Reihe von Wechselbeziehungen geltend, welche wir nur in einem sehr geringen Grade übersehen können.

Je später eine Zwiebel — nachdem sie vom Herbste ab trocken und kühl gelagert worden war — in feuchte Erde gelegt wird, um so schneller tritt die Wurzelbildung, ganz besonders aber das Wachstum des Sprosses, ein. Berücksichtigen wir nur die Blätter des Sprosses (der Blütenschaft, welchen sie umschliessen, tritt nicht immer mit den Blättern zugleich hervor), so können wir sagen, dass die Wachstumsgeschwindigkeit der Knospe bei zeitigem Einlegen immer nur gering, bei spätem Einlegen dagegen immer sehr gross ist.

Zur Illustration dieser Verhältnisse und zur besseren Beleuchtung der Wirkung der Ätherdämpfe seien hier die Resultate eines Versuches mit der Tulpensorte La Reine im Winter 1900/01 angeführt (Johannsen). Die Zwiebeln wurden in einem kühlen Raum aufbewahrt, in welchem die Verdunstung nur gering war, so dass sie sich während dieses Aufenthaltes nicht wesentlich veränderten; die wenigen Zwiebeln, bei denen die Triebe bereits hervortraten, wurden vor dem Versuch ausgeschieden. Eine grössere Anzahl von Zwiebeln wurden nun im Laufe des Winters zu den in der Tabelle angegebenen Zeitpunkten in Blumentöpfe eingelegt und in einem frostfreien Keller untergebracht, wo sie blieben, bis die Triebe durchschnittlich ungefähr 20 mm über die Zwiebelschalen hervorragten. Obgleich die Temperatur im Laufe des Winters nach und nach von etwa 8° auf 3° abnahm, so zeigt doch die Tabelle, dass diese Vorbereitungszeit wesentlich abnahm, je später die Zwiebeln eingelegt waren. Dieses Verhalten entspricht im übrigen ganz dem Verhalten der Winterknospen, wenn die Ruheperiode allmählich ihrem Ende entgegengeht, und ist eine in der Praxis wohlbekannte Erscheinung. Nach der Vorbereitungszeit wurden die Töpfe in dichte Glasbehälter gebracht und drei Tage lang bei ca. 18—20° ins Dunkle gestellt. Der beobachtete Zuwachs in den verschiedenen Versuchsreihen ist in der Tabelle in Millimetern angegeben, und wir sehen, dass er ausserordentlich stark zunimmt, je später die Zwiebeln eingelegt worden waren. Zum Vergleich wurde mit verschiedenen Dosen ätherisiert, und zwar mit 0,1, 0,3, und 0,5 ccm Äther pro Liter Luftraum. Die Zuwachsgrössen unter der Narkose während der drei Tage sind ebenfalls in Millimetern angegeben und zeigen sehr charakteristische Verhältnisse.

Wir sehen, dass die Wirkung des Äthers, was die Beschleunigung des Wachstums betrifft, verhältnismässig sehr stark in den Versuchsreihen I—IV abnimmt. In der letzten Reihe hat nur die schwächste Ätherdosis eine, und auch da nur ziemlich

zweifelhafte, beschleunigende Wirkung, während die stärkeren Dosen deutlich das Wachstum herabsetzen. Die Bedeutung dieses Verhaltens wird weiter unten besprochen.

Nr. der Versuchsreihe	I	II	III	IV	V	VI
Die Zwiebeln wurden in Erde eingelegt	20. Sept.	10. Okt.	8. Nov.	20. Dez.	17. Jan.	9. Febr.
Vorbereitungszeit in Tagen . .	81	72	62	42	28	26[1])
Zuwachs ohne Äther	2	4	6	13	22	50
Zuwachs mit 0,1 ccm Äther . .	5	6	9	24	26	53
Zuwachs mit 0,3 ccm Äther . .	13	16	17	25	31	46
Zuwachs mit 0,5 ccm Äther . .	14	16	17	18	22	21

Im Verlaufe der Ruheperiode müssen natürlich gewisse Veränderungen in der inneren Beschaffenheit der ruhenden Organe eintreten, Veränderungen, welche allmählich zum Aufhören der Ruhe führen. Welcher Art aber diese Veränderungen sind, ist uns noch vollkommen unbekannt. Gröbere, leicht nachweisbare Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung sind wohl nur ein Ausdruck dafür, dass überhaupt Veränderungen in Beziehung auf die Regulierungen der in den Organen sich abspielenden Tätigkeiten eingetreten sind, können aber nicht ohne weiteres als „Erklärung“ für die Beendigung der Ruhezeit angenommen werden.

Wenn wir nun Knollen, Zwiebeln und andere saftige Organe betrachten, so finden wir, dass der erste Teil der Ruheperiode durch einen der Reifung entsprechenden Stoffwechsel charakterisiert ist: die unwirksam machenden „passivierenden“ Umbildungen (Kondensationen) herrschen vor, während der Stoffwechsel beim Abschluss der Ruheperiode eher dem Stoffwechsel der Keimung und des Laubausschlags entspricht; es überwiegen die wirksam machenden „aktivierenden“ (meist hydrolytischen) Umbildungen. So bildet also der Stoffwechsel der Ruheperiode einen allmählichen Übergang zwischen Stoffwechsel der Reife und der Keimung. Da nun das Wachstum, wie wir in § 373 des näheren gesehen haben, einer eigentümlichen „Schwingung“ durch die Phasen Vorruhe, Mittelruhe und Nachruhe unterliegt, einer Schwingung, welche der Richtung des Stoffwechsels nicht parallel geht, so ist es einleuchtend, dass diese beiden Seiten der Lebenstätigkeit nicht völlig zusammenfallen können, und aus diesem Grunde schon würde der Versuch, die Ruhezeit einfach so zu erklären, als sei sie durch die Richtung des Stoffwechsels bestimmt, ebenso verfehlt wie die Annahme, dass die Ruhe auf einer Art Hungerzustand beruhe. Das wird uns leicht verständlich, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass Ätherisieren ja die Richtung des Stoffwechsels auch in der Mittelruhe verändern kann, so dass Hydrolyse überwiegt, dass aber trotzdem die Ruhe selbst doch nicht aufgehoben wird.

Man hat angenommen, dass das während der Ruheperiode herrschende voll-

[1]) Bei starker Kälte im Freien war der Vorbereitungsraum zu dieser Periode kälter als in der vorhergehenden Periode; daher die verhältnismässig lange Vorbereitungszeit.

kommene oder beinahe vollkommene Stillstehen des Wachstums auf einer Unfähigkeit beruhe, die Reservenährstoffe zu verdauen; das Vorkommen oder das Fehlen von Diastase und anderen ähnlichen Enzymen ist indessen ohne alle Bedeutung, da keinerlei Beziehung zwischen dem Gehalt reifer Samen an solchen Körpern und der kürzeren oder längeren Dauer oder auch dem gänzlichen Fehlen einer Ruheperiode besteht (Astrid Cleve). Wenn bei der Keimung und beim Laubausschlag reichliche Mengen von Enzymen entstehen und die Verdauungstätigkeit besonders lebhaft wird, so haben wir darin wohl kaum die Ursache, sondern vielmehr eine Folge der wiederaufgenommenen lebhaften Wachstumstätigkeit zu sehen.

Die Ruheperiode ist als ein Ausdruck für die Regulierung des Wachstums anzusehen, doch wissen wir nicht, welche die inneren Faktoren sind, die das Wachstum beherrschen. Schon bei der Anlage der Winterknospen oder des Embryos und während der ersten Periode der Ausbildung, also während der Vorruhe, spielt sich ihr Wachstum mit einer gewissen Langsamkeit ab; und zwar erhalten die erwähnten Organe eine bestimmte geschlossene Gestalt, anstatt unmittelbar zu Trieben oder zu einer neuen Pflanze auszuwachsen. Ganz besonders bei jungen Samen, welchen bedeutende Mengen von Nahrungsstoffen der verschiedensten Art zugeführt werden, kann von einem Mangel an Nährstoffen als Ursache für die Hemmung des Wachstums gar nicht die Rede sein.

Während der Vorruhe sind wohl auch stets Wechselbeziehungen zur Mutterpflanze mit im Spiele. Deutlich tritt das bei den früher angeführten Entlaubungsversuchen und beim Auslösen unreifer Samen zutage. In manchen Fällen hat das Ablösen junger Früchte oder Samen keine weiteren Folgen; so keimen grünreife Getreidekörner nicht (oder nicht gut), selbst wenn sie abgepflückt werden. Isoliert man aber die Embryonen solcher Körner, was sich leicht ausführen lässt, so keimen sie meistens sehr schnell. Ähnliches gilt in mehreren andern Fällen. Es muss also hier ein Faktor verborgen liegen, welcher unter normalen Verhältnissen das weitere Wachstum der Knospen und des Embryos im Samen hemmt. Und es ist offenbar gerade diese Hemmung, welche sich in so vielen Fällen durch Ätherisieren aufheben lässt.

Fig. 607. Frucht von Rhizophora mit keimendem Samen. (Oersted.)

Manchmal ist jedoch diese Regulierung nicht oder nur während kurzer Zeit wirksam; wir sehen dann, dass die Samen schon auf der Mutterpflanze auskeimen. Diese Erscheinung nennt man *Viviparie* (Lebendiggebären); sie lässt sich als nicht ganz seltene Abnormität bei vielen Pflanzen beobachten, so z. B. bei Gerstenähren mit noch grünen Früchten, bei Kakaofrüchten u. dergl. und kann sogar künstlich hervorgerufen werden, z. B. durch Ätherisieren junger, noch auf der Pflanze sitzender Ähren. Typisch und normal „lebendig gebärend" sind die Mangrovepflanzen (Rhizophora) aus den Sumpfwäldern tropischer Küsten (Fig. 607). Die Frucht hat ein trockenes Fruchtfleisch mit nur einem Samen, welcher auszukeimen beginnt, während die Frucht noch am Baume hängt. Das hypokotyle Glied mit der kleinen Keimwurzel wächst aus der Frucht heraus und wird zu einem kräftigen, keulenförmigen Körper von einem Fuss Länge und darüber; endlich reisst dieser sich mitsamt der Keimknospe los und fällt senkrecht herab in den schlammigen Boden, auf welchem die Mangrovebäume wachsen, und hier beginnt nun die Keimknospe ihr Wachstum.

In der Mittelruhe sind die Verhältnisse ganz verschieden von denen der Vorruhe. Während nämlich in der Vorruhe noch deutlich eine gewisse Fähigkeit zum Weiterwachsen vorhanden ist, welche bloss infolge des einen oder des anderen Hemmungsfaktors nicht zur Äusserung kommt, so sind gerade diejenigen Mittel, welche in der Vorruhe ein Wachstum auslösen können, dazu in der Mittelruhe nicht imstande. Wir haben also Grund anzunehmen, dass entweder die Wachstumsfähigkeit als solche gewissermassen aufgehoben oder dass eine neue, stärkere Hemmung hinzugetreten ist.

In der Nachruhe, wo Ätherisieren und andere Mittel wieder Wachstum hervorrufen oder etwaiges schwaches Wachstum verstärken können, treffen wir wieder deutlich wie in der Vorruhe ein Spiel zwischen Wachstumsbetätigung und Wachstumshemmung. Die letztere ist im Abnehmen, die erstere im Steigen begriffen und wird, wenn erst die Ruhe ganz vorbei ist, alleinherrschend.

In dieser Weise lassen sich die bisher vorliegenden Erfahrungen am besten deuten. Ebenso wie man in vielen Fällen behaupten kann, dass die Regulierung der chemischen Zusammensetzung der Zellen durch in entgegengesetzter Richtung verlaufende Vorgänge des Stoffwechsels bedingt wird, so wird auch, wie es scheint, das Wachstum während der ganzen Ruheschwingung durch zwei einander entgegengesetzte (antagonistische) Faktoren reguliert, durch einen das Wachstum fördernden und einen anderen das Wachstum hemmenden Faktor, deren Stärke, unabhängig voneinander, wechselt.

Ein Hervorrufen oder Verstärken des Wachstums, wo sich ein solches überhaupt durch äussere Eingriffe wie Austrocknen, Abkühlen, Beschädigungen oder Ätherisieren u. dergl. ausführen lässt, muss also entweder direkt auf die Wachstumsbetätigung oder indirekt dadurch wirken, dass es die Wachstumshemmung aufhebt oder verringert. Der oben mitgeteilte Versuch mit Tulpenzwiebeln harmoniert vollkommen mit dieser Auffassung. Wir müssen uns nur daran erinnern, dass Anaesthetica in sehr schwacher Dose das Wachstum nicht ruhender Organe beschleunigen, in stärkerer Dose aber das Wachstum herabstimmen oder sogar aufheben. Diese Wirkung entspricht sehr gut den Resultaten der Versuchsreihe VI, S. 615, wo nach der hier vorgetragenen Auffassung keine Wachstumshemmung vorliegt. Dagegen wird sich die verhältnismässig ausserordentlich starke Wirkung in den Reihen I und II aus der Annahme begreifen lassen, dass eben bei den betreffenden Zwiebeln die Triebe einer ziemlich starken Hemmung unterlagen, welche durch die stärkeren Ätherdosen aufgehoben wurde. Die herabstimmende Wirkung dieser Dosen auf die Wachstumsbetätigung bleibt hier offensichtlich weit hinter der Wirkung zurück, welche die Aufhebung der Hemmung hervorruft.

Wie fern oder wie nahe der Wahrheit nun auch die hier vorgebrachten Anschauungen bei eingehenderen Untersuchungen sich erweisen werden, so wird doch soviel aus allen Erfahrungen hervorgehen, dass das Phänomen der Ruhe eine nicht ganz einfache Erscheinung ist. Alle Theorien, welche ganz einseitig nur auf die Ruhe der Pflanzen passen, z. B. sich ausschliesslich auf Angaben über den Reifegrad, das Saftsteigen und andere mehr oder

weniger unklar charakterisierte Zustände als Ursachen für das Eintreten oder Aufheben der Ruhe stützen, können wir von vornherein abweisen oder ihnen nur untergeordnete Bedeutung zuerkennen, denn wir treffen im Tierreiche ganz entsprechende Probleme, besonders bei der Ruhe vieler Insekteneier und Puppen; in einzelnen Fällen hat auch hier Ätherisieren die Ruhe abgekürzt (Fischer). In der Periodizität der Organismen treten uns einige der allerschwierigsten Probleme der Physiologie entgegen.

376. Das **periodische Welken,** Absterben und Abwerfen von Organen darf nicht mit der Ruhe verwechselt werden, welche ja für Embryonen, Knospen, dem Cambium und anderen entwicklungsfähigen Bildungen charakteristisch ist. Während sich aber diese letzteren Organe bei einer gegebenen Pflanze im Stadium der Mittelruhe befinden, sterben oft die älteren Blätter oder ganze krautige Triebe und werden abgeworfen; das sehen wir deutlich bei unseren laubabwerfenden Bäumen (über die Zeit des Laubfalls siehe S. 593) und bei den zahlreichen mehrjährigen Kräutern, welche als Knollen, Zwiebeln, Rhizome usw. überwintern, während die Triebe absterben.

In diesen Fällen schliesst sich also zeitlich ein periodisches Absterben vegetativer Organe an die Ruhe der entwicklungsfähigen Organe. Doch ist das nicht immer der Fall; dafür geben die immergrünen Bäume, z. B. die meisten Nadelhölzer, die Stechpalme (Ilex), Efeu usw. augenfällige Beispiele. Hier tritt der Fall der einzelnen Blätter entweder ziemlich unregelmässig oder, häufiger, nach Verlauf einer bestimmten Zeit ein. So beträgt die Lebensdauer der Nadeln der Kiefer 2—4 Jahre, der Fichte bis zu 7—8 Jahren usw. Der Abwurf der Blätter eines Jahrganges kann zu sehr verschiedenen Zeiten des Jahres eintreten, wie wir namentlich an vielen tropischen Pflanzen beobachten können. Alles in allem besteht also gar keine engere Verbindung zwischen den Erscheinungen des Laubabwurfs und der Ruhe. Die absterbenden Teile unterliegen, wie es scheint, einer Art „Altersschwäche", welche sich zum Teil darin äussert, dass alle wertvolleren Stoffe aus ihnen in die Speichergewebe im Samen, in den Sprossachsen und anderen Überwinterungsorganen fortgeschafft werden, zum Teil sich aber in Verfärbungen und ähnlichen Erscheinungen äussert, welche in so auffälliger Weise den normalen Laubabwurf einleiten. Bei künstlicher oder zufälliger Verdunkelung einzelner, wenn auch junger Blätter, beobachtet man indessen ganz ähnliches, und die Hauptursache für das Verwelken dürfte wohl in einer Wechselwirkung, einer Art Konkurrenz zwischen den neuen entwicklungsfähigen Organen, welche mit Vorräten versehen werden, einerseits, und den älteren allmählich sich entleerenden Organen auf der anderen Seite zu suchen sein. Entfernt man z. B. die Blütenknospen oder verhindert man den Fruchtansatz, so bleiben viele Pflanzen, welche normalerweise nur einmal Frucht tragen und darauf absterben, länger am Leben und können sogar mehrjährig werden, z. B. Reseda. Hierher gehört auch die Tatsache, dass verschiedene, beinahe entleerte Vorratsorgane, welche normalerweise absterben sollten, durch künstliche Zufuhr von Nährstoffen dazu gebracht werden können, von neuem Vorräte anzulegen (S. 590).

377. Rückblick auf die Erscheinung der Periodizität. Wie wir im vorhergehenden des näheren gesehen haben, können periodische Erscheinungen im Pflanzenleben auf periodischen Änderungen in der Umgebung beruhen oder auch von solchen unabhängig sein. Während die ersteren, durch die äusseren Umstände bestimmten Fälle unschwierig zu verstehen sind, ist die letzterwähnte unabhängige oder selbständige Periodizität noch ganz rätselhaft. Die wechselnden Phasen des Lebenslaufs lassen sich, trotz aller Versuche, die man in dieser Richtung gemacht hat, nicht aus den Beziehungen zu den äusseren Verhältnissen und Lebensbedingungen erklären. Es müssen in vielen Fällen im Organismus selbst Eigenschaften liegen, welche bedingen, dass eine bestimmte Tätigkeit (z. B. ein Wachstumsvorgang) nach Verlauf einiger Zeit Zustände hervorruft, welche sich der Fortsetzung des Prozesses entgegenstellen, vielleicht in entsprechender Weise wie chemische Prozesse mit dem Anhäufen des Produktes „von selbst aufhören".

Wir kennen eine Reihe von Beispielen dafür, dass ein in der Pflanze hervorgebrachter Zustand Faktoren auslöst, welche eben diesen Zuständen entgegenwirken. So ist (von Pfeffer) für die Schlafbewegungen nachgewiesen, dass z. B. die Nachtstellung selbst, welche durch Verdunkelung hervorgerufen wird, eine Verschiebung der betreffenden Gewebespannungen in solcher Richtung veranlasst, dass dies auch, wenn die Dunkelheit andauert, der Nachtstellung entgegenwirken; ähnliche antagonistische Wirksamkeiten sind (von Oltmanns) bei den periodischen Wachstumsbewegungen der Blüten nachgewiesen worden. Auch das Wechselspiel zwischen Kondensation und Hydrolyse gehört hierher. So können wir uns denken, dass das Wachstum bei einer Pflanze als Ausschlag einer entgegengesetzt gerichteten inneren Reaktion gegen die Wachstumstätigkeit selbst eine Ruheperiode mit sich bringt, und weiterhin kann dann das Fortdauern der Ruheperiode selbst nach und nach als Gegenwirkung die Wiederaufnahme des Wachstums mit sich führen. Diese Erscheinungen schwingen dann also von einem Gegensatz zum andern.

Ganz dasselbe sehen wir ja selbst in dem einfachsten Falle, den wir betrachtet haben, im Lebenslauf eines Bakteriums: Wachstum, Teilung; Wachstum und Teilung der neuen Individuen u. s. f., wobei also das Wachstum, als sammelnde Tätigkeit, periodisch mit der Teilung, einer spaltenden Tätigkeit, abwechselt. Ganz ebenso verlaufen einzelne Pendelschwingungen, wo eben die Verschiebung aus der senkrechten Stellung, der Gleichgewichtsstellung, eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung mit sich führt, welche wiederum ihren Gegensatz bedingt usw. Hierher gehört zweifellos auch die sonst schwer verständliche Erscheinung, dass Schlafbewegungen oft noch lange Zeit hindurch als „Nachwirkung" des täglichen Wechsels in der Beleuchtung anhalten. Durch besondere Versuche ist es ferner (von Fr. Darwin und Pertz) nachgewiesen worden, dass die jungen heranwachsenden Triebe einer Reihe von verschiedenen Pflanzen sich dazu bringen lassen, regelmässig abwechselnd in entgegensetzten Richtungen sich zu krümmen. Wenn z. B.

die Triebe eine Zeitlang jede halbe Stunde von entgegengesetzten Seiten her beleuchtet werden, so gewöhnen sie sich ziemlich schnell an diese Verhältnisse, derart, dass sie, selbst wenn sie auf einen Klinostaten gebracht werden, verhältnismässig lange Zeit damit fortfahren, periodisch ihre Wachstumsrichtung zu ändern.

All das weist darauf hin, dass entgegengesetzt gerichtete Faktoren oder Kräfte grosse Bedeutung für die Regulierungsvorgänge in den Organismen besitzen müssen. Zugleich aber zeigt es auch, dass sich zwischen der gezwungenen Periodizität, welche unmittelbar durch periodische Schwingungen in den äusseren Bedingungen (durch den Einfluss von Tag und Nacht und die Einwirkung der Jahreszeiten) hervorgerufen wird, und der selbständigen Periodizität, welche sich als Ruhe oder als andere Erscheinungen äussert, Übergänge finden, welche wir jetzt — wie sich die Verhältnisse nun einmal in der Natur entwickelt haben — auf „innere" Ursachen zurückführen müssen. So treffen wir auch hier, wie immer überall, wo wir in das Studium der lebenden Natur tiefer einzudringen suchen, auf die grosse Frage nach dem Ursprung der nun einmal bei den Organismen gegebenen Zustände. Nur von einer immer weiter verfeinerten Analyse der Lebensäusserungen in ihren Beziehungen zu den gebotenen Lebensbedingungen in Verbindung mit der Erkenntnis, dass es sich auch bei den Lebensäusserungen der Pflanzen um höchst komplizierte Erscheinungen handelt, können wir wirkliche Fortschritte in der Erforschung des Lebens erwarten.

Kap. 54. Lebensbedürfnisse und Lebensbedingungen.

378. Lebensbedürfnisse. Zur Erhaltung des Lebens stellt die Pflanze, abgesehen von den durch die Organisation selbst gegebenen inneren Bedingungen, auch bestimmte Ansprüche an ihre Umgebung; diese Ansprüche nennen wir die Lebensbedürfnisse. Nährstoffe, Wasser, Luft (Sauerstoff) sowie günstige Temperatur und Licht sind für das normale Leben der Pflanzen notwendig, sind also Lebensbedürfnisse. Werden diese Bedürfnisse nicht befriedigt, so kann sich auch keine Lebensäusserung ermöglichen (über Starre s. S. 605). Immerhin kann die Pflanze ohne Schaden kürzere oder längere Zeit hindurch ohne Nahrung bleiben, da sie ja in ihren Geweben Vorräte besitzt; ebenso kann sie in vielen Fällen Licht, ja oft sogar Sauerstoff entbehren (S. 289). Zu den Lebensbedürfnissen gehört natürlich auch, dass schädliche Faktoren wie Gifte, Feinde usw., welche der Lebenstätigkeit unüberwindliche Hindernisse in den Weg legen würden, sich nicht in der Umgebung der Pflanze finden. Dass viele Pflanzen ganz besondere Lebensbedürfnisse haben, z. B. den Besuch bestimmter Insekten für die Bestäubung, braucht hier nicht näher besprochen zu werden (s. Kap. 52).

Lebenslage. Die *äusseren Faktoren* des Pflanzenlebens, d. h. diejenigen äusseren Verhältnisse, welche auf die Pflanze einwirken können, sind in verschiedenen Gebieten der Erde und zu verschiedenen Jahreszeiten

äusserst verschieden, ebenso wie sie auch grossen Veränderungen im Laufe des Entwicklungsganges der Erdkugel unterlegen sind. Die Lebenslage, (d. h. der Inbegriff eben dieser äusseren Faktoren) ist also in hohem Grade verschieden und wechselnd. Natürlich muss die Lebenslage alle Lebensbedürfnisse befriedigen, wenn eine Pflanze überhaupt existieren soll. Bleibt nur ein einziges dieser Bedürfnisse dauernd unbefriedigt, so wird das Leben unmöglich. Dass bestimmte Gegenden ohne alle Vegetation sind, kann auf andauernder Trockenheit, übermässiger Hitze oder Kälte, giftigem Erdboden oder ähnlichem beruhen. Die ausserordentlich verschiedene Lebenslage gibt der Flora der betreffenden Gegenden oder der einzelnen Lokalität ihr besonderes Gepräge, indem nämlich die Pflanzen mehr oder weniger vollkommen den Bedingungen, unter welchen sie leben, angepasst sein müssen. Die Lehre von der Anpassung der Pflanzen an ihren natürlichen Standort heisst die Ökologie der Pflanzen und wird ausführlich in pflanzengeographischen Werken behandelt. In der vorliegenden Darstellung können wir nur ganz allgemein einige der in Frage kommenden Verhältnisse beleuchten.

Angepasstsein und Anpassung. Jede normal entwickelte, wild wachsende Pflanze ist dazu angepasst, unter der ihr gebotenen Lebenslage zu leben; wäre sie es nicht, so könnte sie auch nicht dort existieren. Ebenso kann man sagen, dass alle Pflanzenarten, welche in einer Gegend oder einer besonderen Lokalität gut gedeihen, der Beschaffenheit dieses Standortes entsprechen. Im Gegensatz zu diesen Pflanzen finden wir Arten, welche an Orten nicht fortkommen, wo andere gut gedeihen, welche aber dafür an eine andere Lebenslage angepasst sind. Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen typischen Wasser- und Landpflanzen; die grossen Luftgänge und meist nur schwach entwickelten Haut- und Festigungsgewebe der Wasserpflanzen entsprechen dem Leben im Wasser, ebenso wie die Haut- und Festigungsgewebe der Landpflanzen dem Leben auf dem trockenen Lande entsprechen. Immerhin kann man durchaus nicht immer besondere Charaktere als Ausdruck dafür nachweisen, dass eine bestimmte Art an diese oder jene Naturverhältnisse angepasst ist, und zwar besonders nicht bei Arten, welche an Stellen zu Hause sind, wo alle Lebensbedürfnisse leicht befriedigt werden können. Ganz anders auffällig aber liegen die Verhältnisse an Orten, wo ständig oder periodisch ein derartiger Mangel an dem einen oder anderen Lebensbedürfnis herrscht, dass das Leben im ganzen bedroht erscheint. Bei Pflanzen aus Wüsten, von Salzboden, aus dem hohen Norden oder von der Grenze des ewigen Schnees der Alpen, bei Pflanzen, welche in den Regionen des Flugsandes zu Hause sind, sowie bei anderen „Stiefkindern“ des Pflanzenreiches treten in grosser Mannigfaltigkeit Mittel auf, welche das Leben unter solchen ungünstigen Umständen ermöglichen. Beispiele haben wir in früheren Kapiteln gegeben, z. B. S. 91 und S. 369 ff. Die Pflanzen sind nicht nur der leblosen Natur, sondern auch anderen lebenden Wesen gegenüber angepasst, und zwar bald zur Abwehr, bald zum Zusammenwirken mit solchen. Beispiele: Brennhaare, Giftigkeit; ferner Symbiose (Kap. 41); Insektenbestäubung.

Alle solche mehr oder weniger deutlich hervortretenden Eigenschaften sind ein Ausdruck für das Angepasstsein der Pflanze. Mit diesem Worte wird ein Zustand ausgedrückt: gegebene, erbliche Charaktere der betreffenden Pflanze (§ 395). Die Arten sind in verschiedener Weise an das Leben unter ihren normalen Lebenslagen angepasst, auch wo diese für verschiedene Arten gleich sind. So ist eine einjährige Pflanze ebenso gut an das Überwintern angepasst wie ein Baum oder ein mehrjähriges Kraut und ein immergrüner Baum, z. B. Kiefer oder Fichte, kann ebenso gut wie ein laubabwerfender Baum, z. B. Lärche oder Birke, daran angepasst sein, grosse Kälte zu überstehen. Dieser Zustand des Angepasstseins braucht sich daher nicht durch äussere, ins Auge fallende Eigenschaften bemerkbar zu machen; dass einige Pflanzen höhere oder niedere Temperaturen als andere ertragen können (§ 379), dass die einen vollständiges Eintrocknen vertragen, die anderen aber nicht (§ 382), lässt sich nicht aus besonderen anatomischen oder morphologischen Eigentümlichkeiten ableiten, sondern ist in der spezifischen Beschaffenheit des Protoplasmas selbst begründet, welche wenigstens vorläufig sich der näheren Erforschung entzieht.

Etwas anderes als dieser ererbte Zustand des Angepasstseins ist die direkte Anpassung an die Verhältnisse der Umgebung, welche Anpassung sich bei jedem Pflanzenindividuum, sowohl während seiner Entwicklung als auch während seines späteren Lebens abspielt. Diese Anpassung ist ein Vorgang, eine Regulierungstätigkeit, durch welche das Individuum sich unablässig „in Harmonie“ mit der Lebenslage zu setzen sucht. Auch für solche Anpassungsvorgänge haben wir zahlreiche Beispiele gegeben, so z. B. das Verhalten des Blattes dem Lichte gegenüber (S. 312), die Regulierung des Stoffwechsels (S. 398), Erscheinungen bei Wachstum und Bewegung (S. 421 u. a.). Die Fähigkeit zu direkter Anpassung schwankt ausserordentlich bei verschiedenen Arten, welche man darnach als mehr oder weniger plastisch bezeichnet. — *Akklimatation* eines gegebenen Individuums beruht zum Teil auf Anpassungsfähigkeit, in welcher wir eines der wesentlichsten Charakteristiken der Organismen erblicken (S. 5). Dabei ist aber noch nichts über eine Erblichkeit solcher Akklimatation gesagt.

Die Begriffe des Angepasstseins und der Anpassung lassen sich unter der Bezeichnung Anpassung in weitestem Sinne vereinigen. Die Fähigkeit zur Anpassung gegenüber den verschiedenen äusseren Faktoren ist ja selbst ein Ausdruck von Angepasstsein.

379. Einfluss der Temperaturverhältnisse. Die physiologischen Vorgänge spielen sich nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen ab; die vorhergehenden Kapitel enthalten zahlreiche einschlägige Angaben. Diese Temperaturgrenzen sind verschieden für verschiedene Arten, aber auch verschieden bei ein und derselben Pflanze für verschiedene Vorgänge; eine Temperatur, bei welcher ein Vorgang sich am lebhaftesten abspielt, braucht noch keineswegs auch für andere am günstigsten zu sein. Bei Temperaturen, welche lebhaftes Wachstum bedingen, ist die Kohlensäureassimilation meist etwas herabgestimmt, die Atmung dagegen stark (vergl. S. 308). Temperaturen

welche einen einzelnen Vorgang besonders beschleunigen, können auf diese Weise sehr wohl zum Schaden für das Gedeihen der Pflanze im allgemeinen werden; doch ist es eine alte Erfahrung, dass innerhalb gewisser engerer Grenzen die Pflanzen um so besser gedeihen, je höher die Temperatur steigt.

Die Minimums-Temperatur für einen physiologischen Vorgang ist die tiefste Temperatur, bei welcher der Vorgang überhaupt zustande kommen kann; das Optimum ist die Temperatur, bei welcher der Vorgang am schnellsten verläuft; das Temperaturmaximum ist die höchste Temperatur, bei welcher der Vorgang überhaupt noch geschehen kann. Beispiele S. 307, 414 und 591. Diese sog. Kardinalpunkte der Temperatur sind jedoch nicht völlig konstant; denn während der Versuche selbst können sich die Pflanzen oft an die veränderten Bedingungen anpassen, so dass Resultate kurzdauernder Versuche mit den Resultaten längerer Versuchszeiten nicht gut übereinstimmen. Nur diese letzteren besitzen unmittelbares Interesse für unser Verständnis der ökologischen Verhältnisse der Pflanze. Als Beispiele seien einige Zahlen für gewisse Mikroorganismen angeführt. Wachstum und Teilung geschehen:

bei:	nicht unter	am schnellsten bei	nicht über
Bacillus subtilis	+ 6°	30°	50°
B. Anthracis	+ 12°	25—37°	44°
Bacterium diphtheriae	18—20°	33—37°	40°
B. tuberculosis	20°	37—38°	41°

Als tiefste Temperaturgrenze für die Lebenstätigkeit der Pflanzen lassen sich keine bestimmten Grade angeben; ist aber die Pflanze gefroren, so hört die Lebenstätigkeit jedenfalls völlig auf. Das Gefrieren tritt erst unter 0° ein, da es sich ja bei den Flüssigkeiten in der Pflanze nicht um reines Wasser handelt. Der Gefrierpunkt der Kartoffelknolle z. B. liegt bei ungefähr ÷ 1,5°, doch tritt Eisbildung erst ein, wenn bis auf etwa ÷ 3° abgekühlt wird (Müller-Thurgau). Viele Pflanzen vertragen das Gefrieren ohne Schaden; das gilt besonders für arktische Arten, und unsere Bäume und wintergrünen Kräuter z. B. können ohne Nachteil im Winter steif frieren. Die meisten grünen Teile indessen sterben beim Gefrieren ab, ebenso Kartoffelknollen, das Fruchtfleisch der Äpfel und Birnen und ähnliche saftreiche Organe. — Beim Gefrieren wird reines Eis ausgeschieden, der Zellinhalt wird dadurch konzentriert. In gefrorenen, saftreicheren Sprossen und Wurzeln werden die Eiskristalle oft sehr regelmässig ausgeschieden, so z. B. strahlenförmig längs der Markstrahlen im Holzteil, in konzentrischen Ringen in der Rinde, im ganzen genommen überhaupt in denjenigen Richtungen, in welchen die Gewebe den geringsten Widerstand leisten (Müller-Thurgau). Wenn die Pflanzenteile durch das Gefrieren zum Absterben kommen, so geschieht das meist beim Gefrieren selbst (Molisch); und es sind hier offenbar Störungen des chemischen Zustands der Eiweissstoffe durch das Konzentrieren der Säuren u. a. Bestandteile des Zellsaftes, welche als „Giftwirkung“ mit im Spiele sind (Gorke, Lidforss).

Viele Pflanzen aus wärmeren Klimaten jedoch sterben vor Kälte, bevor die Eisbildung eintritt. Kältetod bedeutet nicht ohne weiteres Tod durch Gefrieren. Mikroorganismen können sehr häufig auch die stärkste künstliche Abkühlung vertragen; durch Kälte können wir also nicht sterilisieren (S. 363), sondern nur die Lebenstätigkeit dieser Kleinwesen niederhalten. Vorübergehende Abkühlung kann aber, wie es scheint, als Nachwirkung eine erhöhte Lebenstätigkeit hervorrufen. Durch längere Zeit andauernde Einwirkung einer Abkühlung auf ungefähr 0 ° können die gegenseitigen Beziehungen der Stoffwechselprozesse zueinander oft verschoben werden, wie wir auf S. 400 gesehen haben. Die dadurch gebildete grössere Menge löslicher Körper bringt es mit sich, dass der Gefrierpunkt des ganzen Organes ein niederer wird. Dadurch lassen sich also Kartoffeln gewissermassen daran gewöhnen, stärkere Kälte zu ertragen, als sie aushalten können, wenn man sie ihr unmittelbar aussetzt.

Die oberen Temperaturgrenzen für das Pflanzenleben treten meist viel schärfer hervor als die unteren. Bei Temperaturen über 50 ° können die Pflanzen in den allermeisten Fällen nicht leben; schon viel tiefere Temperaturen wirken auf die Dauer tödlich, jedenfalls für Pflanzen unserer Flora. Wenn wir von gewissen, in warmen Quellen heimischen Algen und anderen Mikroorganismen absehen, welche sogar, wie es scheint, am besten bei Temperaturen über 60 ° gedeihen, so tötet Erwärmen auf diese Temperatur die meisten Mikroorganismen schon im Verlaufe einer halben Stunde („Pasteurisierung"). Dagegen werden ihre Sporen so leicht nicht abgetötet; manche vertragen höhere Temperaturen, nicht wenige sogar kurzdauerndes Kochen. — Der Tuberkelbazillus wird in Milch erst bei ca. 85 ° getötet, und die Sporen des sog. Heubazillus (Bacillus subtilis, in der Natur sehr verbreitet, unschädlich) vertragen dreistündiges Erwärmen der Kulturen auf 100 °, ein viertelstündiges Erhitzen auf 105 ° und fünf Minuten langes Erhitzen auf 110 °. Gewöhnliches Kochen ist also keineswegs ein absolut sicheres Sterilisierungsmittel. — In Fällen, in welchen man nicht Kochen unter Druck (wobei höhere Temperaturen erreicht werden) anwenden kann, führt mit Zwischenräumen von je einem Tage wiederholtes 15—30 Minuten langes Abkochen oft zum Ziele; die nach dem ersten Kochen überlebenden Sporen haben in der Zwischenzeit ausgekeimt und werden dann beim nächsten Kochen abgetötet. Die chemischen Verhältnisse des Nährbodens, die grössere oder geringere Möglichkeit des Zutritts von Sauerstoff und anderen Faktoren machen die Mikroorganismen mehr oder weniger empfindlich gegen Erhitzung.

Je wasserreicher die Zellen sind, desto leichter werden sie durch Hitze geschädigt; während z. B. lufttrockene Samen oft stundenlanges Erwärmen auf 65—80 ° vertragen können, sterben gequollene Samen bald bei ca. 50 ° ab. In lufttrockenem Zustande vertragen auch die Mikroorganismen viel höhere Wärmegrade als in lebenstätigem, feuchten Zustande; in solchen Fällen muss man 30—60 Minuten bei ca. 150 ° erhitzen, um sicher zu sein, dass auch wirklich alle Mikroorganismen getötet sind.

Die verschiedene Verteilung der Wärme über die Erdoberfläche spielt eine Hauptrolle bei der geographischen Verbreitung der Pflanzenarten; und

dabei ist, wie ja bekannt, nicht bloss der Breitengrad, sondern auch die Höhe des Standortes usw. von Bedeutung. Es hängt dabei nicht so sehr von der Durchschnittstemperatur als von den absolut höchsten, und wohl auch besonders den tiefsten Wärmegraden, der Winterkälte, ab, ob eine Art in einer bestimmten Gegend gedeihen kann oder nicht.

380. Die Bedeutung des Lichtes für die Pflanzen und sein Einfluss auf dieselben sind sehr gross. Bei der Besprechung von Kohlensäureassimilation, Wachstum und Bewegung haben wir zahlreiche Beispiele dafür gegeben. Der Konkurrenzkampf der Pflanzen um das Licht und ihre verschiedenen Anforderungen an die Beleuchtung spielen in der Natur eine grosse Rolle, wie wir in jedem Waldinnern oder am Waldessaum, ja sogar an jeder Hecke oder Pflanzengruppe beobachten können. Dass Anemonen und andere Pflanzen aus dem Waldinneren ihren Lebenslauf im Frühjahr zu durchlaufen suchen, bevor das Laub der Bäume allzu starken Schatten gibt, gehört ebenfalls hierher. Ein weiteres Beispiel ist der siegreiche Kampf der Buche in unseren Wäldern mit der Eiche, welche weniger Schatten vertragen kann. Auf S. 415 haben wir über den Einfluss des Lichtmangels auf die Entwicklung gesprochen; auch dafür haben wir des öfteren Beispiele gegeben, dass intensives direktes Sonnenlicht schädlich sein kann. Über die Schutzmittel der Pflanzen gegen zu starkes Sonnenlicht vergleiche Kap. 8 und 11, ferner S. 311 ff. Bakterien und andere chlorophyllfreie Mikroorganismen vertragen gewöhnlich Licht nur schlecht, besonders schädlich ist ihnen das direkte Sonnenlicht; das Sonnenlicht ist also ein gutes und wichtiges Desinfektionsmittel.

Die roten Farbstoffe, welche viele Pflanzenteile besonders in der Epidermis der dem Lichte zugewandten Seite bilden, z. B. besonders die rote Haut der Äpfel, ist vielleicht ein Schutz gegen Lichtstrahlen, besonders die stärkst brechbaren, welche von diesen Farbstoffen absorbiert werden. Im ganzen genommen werden die Farben der Pflanzen, besonders der Blüten, gewöhnlich kräftiger in starker Beleuchtung als in schwächerem Lichte oder in der Dunkelheit. Doch spielen auch hier Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse eine Rolle; so entwickeln sich z. B. die normalerweise blauvioletten Blüten des Flieders nicht bloss in der Dunkelheit ohne Farbstoff, sondern das Gleiche geschieht auch bei grosser Wärme, selbst wenn das Licht intensiv ist. Auch bei vielen Zwiebelgewächsen ist die Farbbildung ziemlich unabhängig von der Beleuchtung während des Heranwachsens der Pflanze. Das Aroma der Früchte soll im lichtreichen Sommer nördlicher Gebiete kräftiger werden, und auch der Gehalt der Küchenkräuter an flüchtigen Ölen und ähnlichem wird durch die längere Beleuchtungszeit des Nordens vermehrt. Selbstverständlich kann hier bloss das Verhalten der gleichen Art an verschiedenen Orten verglichen werden. Der Einfluss der Beleuchtung auf die Blütenbildung ist auf S. 600 erwähnt. Sachs glaubte, auf Versuche gestützt, aus welchen indessen nichts bestimmtes hervorgeht, dass die ultravioletten Lichtstrahlen eine *besondere* „blütenbildende" Wirkung haben sollten; er übersah aber dabei, dass die ultravioletten Strahlen auch die Kohlensäureassimilation beeinflussen und auf diesem Umwege die Neigung zur Blütenbildung erhöhen können (vergl. S. 599). Elektrisches Bogenlicht wird von den Pflanzen gewöhnlich nicht vertragen, wenn die stärkstbrechbaren Strahlen nicht durch besondere Schutzschirme absorbiert werden verschiedene Pflanzen sind in sehr verschiedenem Grade empfindlich, so ist Camellia sehr empfindlich, während der Salat (Lactuca) in elektrischem Licht gut gedeiht.

381. Der **Einfluss des Erdbodens** auf die Pflanzen ist von sehr komplizierter Natur; hier machen sich nicht nur chemische und physika-

lische Faktoren, sondern auch das organische Leben im Erdboden geltend, z. B. das Vorkommen oder Fehlen von Regenwürmern, die Tätigkeit von Mikroorganismen u. s. f. (vergl. S. 326). Von chemischen Faktoren hat, neben dem Reichtum des Erdbodens an Nährstoffen, ganz besonders der Bodengehalt an Chlornatrium u. ähnl. sowie an kohlensaurem Kalk Interesse. Von den Salzpflanzen (Halophyten) war bereits auf S. 93 die Rede; die Salzhaltigkeit des Erdbodens hat die Ausbildung dickerer, fleischigerer Blätter und Triebe zur Folge. Die meisten Kulturpflanzen vertragen nur wenig Salz; daher richten Überschwemmungen durch das Meer bedeutenden Schaden an, bis das Salz durch Regen wieder ausgewaschen wird. Für viele Halophyten (Salzpflanzen) scheint übrigens Salzreichtum des Erdbodens nicht notwendig zu sein; sie gedeihen auch gut an Stellen, wo der Salzgehalt anderen Pflanzen das Leben noch nicht unmöglich macht.

Überschreitet der Gehalt des Erdbodens an kohlensaurem Kalk gewisse Grenzen, so können „kalkfliehende" Pflanzen nicht mehr gedeihen. Castania vesca z. B. kann in Frankreich nicht bei über 3 Prozent kohlensaurem Kalk im Boden gedeihen. Sarothamnus, Ulex europaeus und andere auf kalkarmem Sandboden heimische Pflanzen (sog. „Kieselpflanzen"), ferner Heidepflanzen und Moorpflanzen wie Drosera, Oxycoccus und andere vertragen nicht einmal soviel kohlensauren Kalk. Das gleiche gilt für manche Unkräuter wie Rumex Acetosella, Pteris aquilina, Aira flexuosa, welche sich alle durch Mergeln und Kalken vertreiben lassen. Ähnlich verhalten sich viele Moose, von welchen das Torfmoos (Sphagnum) als besonders empfindlich gegenüber kohlensaurem Kalk gilt. Dabei kommt indessen auch in Betracht, dass die Zufuhr von kohlensaurem Kalk für das Gedeihen anderer Pflanzen von Vorteil sein kann, so dass die Konkurrenzverhältnisse zu Gunsten dieser letzteren verändert werden. Manche Pflanzenarten verlangen gerade kohlensauren Kalk in grösseren Mengen, so z. B. zahlreiche, wenn auch nicht alle Orchideen, ferner Tussilago Farfara; das Ausbreiten dieses schädlichen Unkrauts wird durch Mergeln geradezu gefördert. Auch viele Leguminosen lieben Kalkboden.

Da nun verschiedene Bodenverhältnisse das Gedeihen dieser oder jener Pflanzenarten, oft auf Kosten anderer, begünstigen, so kann man oft aus der Beschaffenheit der Vegetation auf die Natur des Bodens schliessen. Als Charakterpflanzen für Rohhumus (S. 327) seien erwähnt: Heidekraut, Trientalis europaea und Aira flexuosa, während Asperula odorata und Mercurialis perennis, wo sie vorkommen, auf Waldhumus schliessen lassen; Psamma arenaria z. B. ist eine Charakterpflanze des Flugsandes usw.

382. Auch des grossen Einflusses der **Feuchtigkeitsverhältnisse** auf das Pflanzenleben ist in früheren Kapiteln des öfteren gedacht worden; bei Wassermangel hört alle Lebenstätigkeit auf. Darauf beruht auch die Konservierung von Nahrungsmitteln durch Trocknen. Die Mikroorganismen verfallen dabei in Untätigkeit, sterben aber nicht immer, selbst nicht nach mehreren Jahren ab. Verschiedene Mikroorganismen vertragen solche Un-

tätigkeitsperioden von sehr verschiedener Länge. Über die Anatomie der Xerophyten siehe S. 91, über ihre eigentümliche Atmung S. 309. Um die Rolle des Wassers in der Pflanze richtig zu verstehen, dürfen wir nicht vergessen, dass wässrige Lösungen von Körpern mit hoher osmotischer Leistungsfähigkeit, also besonders Salzlösungen, nicht für die Versorgung der Pflanze mit Wasser geeignet sind, sondern im Gegenteil Wasserverlust, Plasmolyse (S. 177), hervorrufen können. Ein Salzsumpf, der in physikalischem Sinne sehr nass ist, wirkt physiologisch wie ein trockenes, wasseranziehendes Medium; daher wird leicht verständlich, dass die Salzpflanzen, selbst auf physikalisch nassen Standorten, das Gepräge der Xerophyten haben. Die Konservierung durch Einsalzen oder Einzuckern beruht zum Teil ebenfalls auf „Austrocknen auf feuchtem Wege". In sehr feuchter Erde hindert das Wasser die Durchlüftung und damit die Atmung; stagnierendes Wasser wirkt aber auch dadurch schädlich, dass verwesende anaërobe Mikroorganismen Stoffe bilden, welche vielen Pflanzenarten, besonders unter unseren Kulturpflanzen, schädlich sind.

383. Gifte. Viele Stoffe sind starke Gifte für die Pflanzen. Für die höheren Pflanzen muss besonders die schweflige Säure hervorgehoben werden, deren Bildung z. B. bei der Verbrennung des immer etwas schwefelhaltigen Leuchtgases der Hauptgrund dafür ist, dass Topfpflanzen nicht in Zimmern mit Gasbeleuchtung gedeihen. — Auch der Inhalt des Leuchtgases selbst an weniger flüchtigen giftigen Stoffen, welche durch mangelnde Dichtung der Gasleitungen in den Boden gelangen, können an Alleebäumen u. dergl. grossen Schaden anrichten. In Gegenden mit Bergwerksindustrie schädigen die giftigen Dämpfe der Hüttenwerke oft die Vegetation ganz bedeutend. Von Giften, welche auch bei uns im Erdboden vorkommen können, seien die Eisenoxydulverbindungen genannt, welche unter Erdschichten mit saurer Humifikation (S. 327) entstehen können. Im ganzen genommen sind die Salze der Schwermetalle oft in hohem Grade giftig, vergl. S. 315. — Zum Abtöten oder doch zur Schädigung und Schwächung der Mikroorganismen benützt man eine Menge sog. Antiseptica. Von solchen werden Quecksilbersalze (Sublimat), Karbolsäure und andere Benzolderivate sowie schwächer wirkende Mittel wie Borsäure und ähnliche Mittel, ferner Chloroform verwandt. Es ist eine allgemeine Regel, dass ganz geringe Mengen von Giftstoffen die Lebenstätigkeit, wenigstens für eine Zeitlang, erhöhen.

384. Rückblick. Beim Studium der Beziehungen der Pflanzen zu den einzelnen Faktoren der Lebenslage hat man früher einen Spielraum bestimmter Intensitäten dieser Faktoren zu bestimmen gesucht, ausserhalb welchen der einzelne physiologische Vorgang nicht zustande kommen sollte, ebenso wie man die Intensitäten zu bestimmen suchte, bei welchen der betreffende Vorgang am schnellsten und am besten sich abspielen sollte. Da indessen jeder der verschiedenen Vorgänge, obwohl gewissermassen selbständig, immerhin im betreffenden Organismus mit anderen verkettet sind, so ist leicht einzusehen, dass die Versuche, je nachdem die Versuchszeiten kürzer oder länger gewählt werden, ziemlich verschiedene Resultate ergeben können. Viele Widersprüche in der Literatur lassen sich auf diese Weise erklären, und wie schon bei der Besprechung des Einflusses der Temperatur erwähnt

wurde, ergeben lange Versuchszeiten die für das Verständnis des Pflanzenlebens in der Natur wichtigsten Resultate, während kurze Versuchszeiten wertvoll für das Studium der besonderen Verhältnisse der einzelnen physiologischen Prozesse sein können. Die Tatsache, dass die Pflanzen innerhalb gewisser Grenzen sich den Bedingungen anpassen können, welchen sie ausgesetzt sind, d. h. dass die Pflanzen während des Verlaufes des Versuches selber veränderlich sind, macht es oft ganz untunlich, Konstante für die Abhängigkeit der einzelnen Lebensvorgänge der Pflanze von äusseren Bedingungen zu suchen, wie es in der Physik mit unbelebten Körpern, z. B. der Ausdehnung der Gasarten durch die Wärme usw., geschieht. Pflanzen können sich an Verhältnisse gewöhnen, bei welchen sie ohne langsames Gewöhnen sofort absterben würden. So hat man nach und nach bestimmte Mikroorganismen zum Ertragen höherer Temperaturen, von Giften in grösserer Dosis u. ähnl. gebracht als ihnen ursprünglich möglich war, und auch das allmähliche Abhärten später auszusetzender Treibhauspflanzen durch den Gärtner ist ein einleuchtendes Beispiel für das eben Gesagte. Auf die interessanten und wichtigen neuen Arbeiten von Blackmann über Einfluss äusserer Faktoren auf die einzelnen physiologischen Vorgänge konnte hier nur hingewiesen werden.

Zwölfter Abschnitt.

Abstammungslehre.

Kap. 58. Natürliche Verwandtschaft; Variabilität, Erblichkeit und Phylogenese.

385. Die lebende Natur tritt uns als eine unübersehbare Mannigfaltigkeit verschiedener Individuen entgegen. Mehr oder weniger sind sie einander ähnlich, alle Grade von Unterschieden finden sich. Jeder Beobachter wird unwillkürlich dazu kommen, alle Lebewesen in Gruppen einzuteilen, indem er ganz unmittelbar diejenigen Individuen, welche einander am ähnlichsten sind, in einer Gruppe zusammenstellt. Bald wird eine solche Gruppe umfassender sein: Vögel, Fische, Bäume, Schwämme usw., bald aber viel engere Begrenzung haben: Sperlinge, Schwalben, Heringe, Butten, Tannen, Buchen, Rosen usw. Indem nun die Nachkommen der beobachteten Individuen meistens denselben ähnlich sind, lag die Erkenntnis nahe, dass eine wirkliche Verwandtschaft zwischen Individuen sehr ähnlicher Natur vorhanden ist, oder wenigstens vorhanden sein kann: dass Pferde von Pferden erzeugt werden, ist eine ebenso selbstverständliche Tatsache als die Erzeugung von Erbsenpflanzen aus Erbsen, Roggen aus Roggen u. s. f.

Je genauer die bei naiverer Beobachtung gebildeten Gruppen untersucht wurden, je mehr mussten zahlreiche solcher Gruppen einerseits in noch enger begrenzte Gruppen geteilt, innerhalb derer die „Verwandtschaft“ unter den Individuen als eine recht nahe erschien, andererseits aber mit anderen solcher Gruppen zu umfassenderen „höheren“ Gruppen vereinigt werden. In dieser Weise sind im Laufe der Zeiten die Begriffe Ordnung, Familie, Gattung, Spezies, Varietät usw. entstanden und die Pflanzen — sowie die Tiere — in systematischer Weise eingeteilt worden. Zur Illustration dieses sogenannten natürlichen Systems möge folgendes Beispiel dienen: Die Kartoffelpflanze (Solanum tuberosum) sowie der schwarze Nachtschatten (S. nigrum) und der bittersüsse Nachtschatten (S. dulcamara) haben im wesentlichen denselben Blütenbau und dieselbe Fruchtform, weichen aber in der Art der Verzweigung, Blattformen, Behaarung, chemischer Eigentümlichkeiten und anderen erblichen Eigenschaften deutlich voneinander ab. Deshalb werden diese Pflanzen als drei verschiedene Spezies aufgefasst; sie können jedoch — mit einigen anderen Spezies ähnlicher Natur — zur selben

Gattung (genus) gruppiert werden: Nachtschatten, Solanum. Dieser Gattungsname ist den betreffenden Spezies gemeinsam. Jede Spezies wird nach Linné mit einem Gattungsnamen und einer besonderen Speziesbezeichnung versehen; der Gattungsname wird zuerst, die Speziesbezeichnung in zweiter Linie angeführt, z. B. Solanum tuberosum („knollenbildender Nachtschatten = Kartoffel"), Solanum nigrum (schwarzer Nachtschatten) usw. Die Gattung Solanum wird mit anderen Gattungen, welche andere Blüten und Fruchtform, jedoch im ganzen denselben Grundplan der Blüte, Ständigkeit und anderes mehr haben (z. B. Datura, Nicotiana, Hyoscyamus, Atropa usw.) in eine Familie zusammengestellt, Solanaceae. Diese Familie wird mit anderen Familien, deren Blütenbau in gewissen Zügen abweicht (z. B. Scrophulariaceae u. a.) zu einer Ordnung (Personatae) vereinigt und diese Ordnung mit anderen zu einer Unterklasse vereinigt (Sympetalae). Und so weiter: Unterklassen werden in Klassen (hier Dikotylen), Klassen in Reihen (hier Angiospermen) gruppiert.

Alle derartigen systematischen Begriffe wie Spezies, Gattung, Familie usw. sind im Grunde genommen nur Abstraktionen — schon weil sie sich nicht auf sicheres Wissen in Bezug auf wirkliche Verwandtschaft der in einer Gruppe vereinigten Individuen stützen. Es muss scharf hervorgehoben werden, dass Ähnlichkeit durchaus kein Beweis für genealogische Verwandtschaft sein kann. Es hat aber kaum jemals Zweifel geherrscht über eine solche wirkliche Verwandtschaft innerhalb derjenigen Gruppen, welche man nach Linné als Spezies bezeichnet. Eben deshalb hat wohl der Begriff Spezies eine ganz besondere Bedeutung in der Naturgeschichte erhalten. Von der mosaischen Schöpfungslehre beeinflusst, betrachtete Linné und andere grosse Forscher mit ihm (Cuvier) die einzelnen Spezies als unmittelbar durch einen Schöpfungsakt hervorgebracht. Die Spezies müssten demnach scharf getrennt dastehen, derart, dass die grössere oder geringere Ähnlichkeit unter den verschiedenen Spezies, Gattungen und Familien des Systems, als Ausdruck der Ähnlichkeiten der Ideen des Schöpfers gelten müssten (ideelle Verwandtschaft), nicht aber als Folge einer gemeinsamen Abstammung. Die Auffassung der absoluten Selbständigkeit der Spezies ist jetzt (seit Darwin 1859) gänzlich aufgegeben; ein natürliches System der Pflanzen oder der Tiere wird heutzutage als Ausdruck für wirkliche — fernere oder nähere — genealogische Varwandtschaft aufgefasst. Allerdings kann nicht behauptet werden, dass die Aufstellung eines solchen Systems mit Sicherheit realisierbar ist. Über „Urzeugung" siehe S. 7.

386. Spezies und Varietät. Mit Spezies bezeichnet man den Inbegriff sämtlicher Individuen, welche in allen wesentlichen, erblichen und (vom Generationswechsel abgesehen) durch zahlreiche Generationen konstanten Merkmalen übereinstimmen, während sie nur in weniger wesentlichen Charakteren, wie etwa die fast immer schwankenden Grössenverhältnisse, Farbennuancen u. a. m. voneinander abweichen. Die Grenzen zwischen den Spezies lassen sich nun allerdings in den meisten Fällen gar nicht scharf ziehen, jedenfalls nicht bei Beobachtung in der Natur. Und je genauer die Floren

der verschiedenen Länder durchforscht werden, je zahlreicher werden die sogenannten „zweifelhaften" Spezies, d. h. Pflanzenformen, bei welchen die Spezies-Abgrenzung unsicher ist, und desto häufiger findet man, dass früher aufgestellte Spezies durch Mittelformen einander genähert werden. Durch die Bezeichnungen Sub-Spezies, Varietäten (Spielarten, Abarten), Rassen u. a. m. werden darum Gruppen von Individuen zusammengefasst, welche besondere, abweichende Charaktere haben — z. B. abweichende Behaarung, abweichende Blattform u. a. — ohne aber sich sonst so stark vom Typus der betreffenden nächststehenden Spezies zu entfernen, dass sie als besondere Spezies aufgefasst werden können. Es ist ganz einleuchtend, dass bei solchen Verhältnissen ein sehr grosser Spielraum für subjektive Auffassungen in Bezug auf die Spezies-Abgrenzung gegeben ist; und darum sehen wir auch in diesen Fragen häufig bedeutende Uneinigkeit bei den Systematikern.

Die von Linné und seiner Schule aufgestellten Spezies sind gewöhnlich recht umfassend. Spätere Forscher haben öfters mit gutem Grunde Linnéische Spezies in mehrere Sub-Spezies eingeteilt, welche nach und nach den Rang guter selbständiger Spezies erhalten haben. Solche „kleine" Spezies verdienen eher die Bezeichnung „systematische Einheiten" als Linnés „grosse", umfassenden Spezies. So geht die systematische Analyse stets weiter und begnügt sich nicht mehr mit Beobachtung in der Natur, sondern macht Kulturversuche zur Beantwortung der Frage über Konstanz der verschiedenen gefundenen Typen.

Das bekannteste Beispiel einer solchen Auflösung eines Linnéschen Spezies bietet Jordans Analyse von Linnés Draba verna, welche jetzt — bloss in Europa — in ca. 200 deutlich verschiedene konstante „kleine" Spezies eingeteilt werden kann. Ähnliches hat man für viele andere Linnéische Spezies gefunden, z. B. Viola tricolor, Leontodon Taraxacum u. a. Je feiner die Analyse der Spezies und der Varietäten ausgeführt wird, je deutlicher tritt hervor, dass sie eine Mehrzahl von verschiedenen Typen enthalten. Dies hat sich besonders bei den kultivierten Pflanzen gezeigt, wo der Reichtum an Typen innerhalb der verschiedenen Varietäten oft ganz erstaunlich gross ist. Dabei dreht es sich um sehr klar charakterisierte, wenn auch nahestehende Formen, welche vorderhand ganz „konstant", d. h. deren Sexualzellen in Bezug auf „erbliche Anlagen" konstant sind. Die feinere biologische Analyse der untersten systematischen Gruppen enthüllt uns sodann eine unübersehbare Menge von existierenden Lebenstypen („Biotypen"), welche die wirklichen Einheiten eines völlig durchgeführten Systems bilden. In der Erforschung der Erblichkeitsgesetze und der Faktoren, welche etwa eine Änderung oder Neubildung von Biotypen bedingen, muss diese feinste Analyse selbstverständlich durchgeführt werden, um zunächst mit wirklich einheitlichem Material arbeiten zu können. Bei Selbstbestäubern ist die Analyse am leichtesten, indem die Samen der einzelnen Individuen für sich geerntet und später ausgesät werden. Die Nachkommenschaft eines einzelnen Individuums wird hier passend als reine Linie bezeichnet. Selbstverständlich mögen aber viele solcher reinen Linien ganz

identisch sein, die genannte Bezeichnung ist eben nur eine geneologische, welche nichts über den biotypischen Charakter sagen soll. Bei Mikroorganismen, so z. B. nach Hansens Verfahren mit Hefezellen, hat man in ganz entsprechender Weise verschiedene „reine Linien" aus den betreffenden Populationen oder Beständen isoliert und dadurch auch eine äusserst reiche Mannigfaltigkeit von Biotypen konstanter Natur gefunden. (Dass in gewissen Fällen die Biotypen sich stark ändern können, wird weiter unten erwähnt.)

In der systematischen, deskriptiven Botanik, kann man selbstverständlich nicht so weit gehen, dass alle solche Typen berücksichtigt werden. Aber es ist für ein wissenschaftliches Verständnis der lebenden Natur äusserst wichtig, nie aus dem Auge zu verlieren, dass die sogenannten systematischen Einheiten meistens gar nicht homogen sind. Viele Gegensätze und Irrtümer in den Auffassungen der Naturforscher beruhen auf der unrichtigen Voraussetzung, dass Populationen oder Bestände homogen waren, welche in der Wirklichkeit mehrere, verschiedene Biotypen enthielten. Die statistischen Untersuchungen begnügen sich meist mit der Betrachtung von Populationen als Einheiten, während eine exakte biologische Erforschung der Lebensform und ihres Verhaltens im Laufe der Zeiten notwendigerweise mit den Biotypen in reinem — oder möglichst reinem — Zustand als Ausgangsmaterial arbeiten muss.

387. Als **Variabilität** kann hier zunächst die Tatsache bezeichnet werden, dass Kinder oder, ganz allgemein gesprochen, die Nachkommen der Eltern-Organismen, sowohl von diesen als untereinander mehr oder weniger stark abweichen (wobei wir gänzlich von Generationswechsel u. degl. absehen). Schon dadurch müssen die zu einer Spezies gehörigen Individuen mehr oder weniger voneinander abweichen. Und diese Abweichung ist es, welche im allgemeinen als Variabilität bezeichnet wird. Indem nun aber, wie wir sahen, die Spezies-Begrenzung enger oder weiter sein kann, stets aber eine gewisse Zahl verschiedener Biotypen umfasst, wird es einleuchtend, dass „Variabilität" recht verschiedene Bedeutung haben kann, je nachdem man mit den Linnéischen „grossen" Spezies, oder mit den engeren bezw. den allerengsten Gruppen (Linien) arbeitet. Und indem nun, wo Kreuzungen vorkommen, durch solche Kreuzungen sich verschiedene Kombinationen von Eigenschaften der sich kreuzenden Formen ergeben können — durch welche die Verschiedenheiten der Individuen noch gesteigert werden können — so wird „Variabilität" in Wirklichkeit eine Bezeichnung für recht verschiedene Dinge. Es lassen sich dabei folgende Kategorien voneinander trennen:

1. Der grössere oder geringere Reichtum der „grossen" Spezies an verschiedenen konstanten Lebensformen („kleine" Spezies, Varietäten usw.). Dieses wird oft als „Polymorphie" der betreffenden Spezies bezeichnet, und das nähere Studium dieser Fragen gehört in das Gebiet der systematischen Botanik. Beispiele sehr polymorpher Spezies finden sich in den Gattungen Draba, Rosa, Rubus, Hieracium, Viola u. a.; andere Gattungen sind ärmer an Formen, z. B. Secale, Galanthus u. a. Dass aber alle diese Subspezies, Varietäten usw. einer noch weiteren Analyse unterworfen werden können, haben wir soeben angedeutet.

2. Die Verschiedenheiten, oft sehr bunter Art, welche bei Nachkommen von Bastarden auftreten können, und welche in § 392 näher erwähnt werden sollen.

3. Die sogenannte fluktuierende oder individuelle Variabilität (die Variabilität im engsten Sinne). Hiermit bezeichnet man die stets vorkommenden, öfters nur geringen und meistens quantitativen Abweichungen von dem unter der betreffenden allgemeinen Lebenslage gefundenen Typus der elterlichen Organismen. Diese Variationen folgen den in § 388 näher zu erwähnenden Gesetzmässigkeiten.

4. Die oft sehr augenfälligen Unterschiede, welche sich zeigen können, sogar bei gleicher Aussaat, wenn die Individuen sich bei verschiedener Lebenslage entwickeln. Hierher gehören beispielsweise die Unterschiede zwischen Schattenpflanzen und Lichtpflanzen identischer erblicher Veranlagung, zwischen gut ernährten, kräftigen und schlecht ernährten, schwächlichen Beständen im Walde oder im Felde, ferner die Unterschiede zwischen der ganzen Entwicklung der Individuen auf gutem Boden oder etwa auf Salzboden u. s. f. Ein berühmtes Beispiel ist Polygonum amphibium, welche Pflanze je nach dem Standorte in zwei augenfällig verschiedenen Formen auftritt: die Landform mit aufrechtem Spross und kurzgestielten rauhen, haarigen Blättern, und die Wasserform mit schlaffem Spross und langgestielten glatten Blättern. In solchen Fällen ist es ganz deutlich, dass durchgehende oder durchgreifende Unterschiede in der Lebenslage den betreffenden durchgehenden Unterschied der unter verschiedenen Verhältnissen lebenden Organismen bedingen. Innerhalb jeder Gruppe solcherweise geprägter Organismen zeigen sich stets Fluktuationen. In den weniger ausgeprägten Fällen von verschiedener Lebenslage können die betreffenden Abweichungen der Pflanzen aber gar nicht von Fluktuationen unterschieden werden (S. 639), und so besteht offenbar nur ein gradueller Unterschied zwischen Fluktuationen und den durch bedeutende Abweichungen der Lebenslage bedingten Variationen. Immerhin ist es für eine klare Übersicht nützlich, die überall innerhalb jeder Population vorkommenden individuellen Fluktuationen von den meist grösseren Abweichungen der unter wesentlich verschiedener Lebenslage sich entwickelnden Populationen getrennt zu halten. Die Frage der Erblichkeit dieser Variationsformen — bis jetzt negativ zu beantworten — werden wir später näher behandeln.

5. Die sogenannten Mutationen (sprungweise, diskontinuierliche oder spontane Variationen), womit man die plötzlich, unvermittelt auftretenden Typen-Änderungen bezeichnet, welche relativ selten vorkommen. Die bei einer Mutation entstandenen Typen sind konstant und zeigen, wie auch die ursprüngliche Form, Fluktuationen. Fluktuationen und Mutationen müssen scharf auseinander gehalten werden; Fluktuationen sind die persönlichen Abweichungen der zu einem gegebenen Biotypus gehörenden Individuen, Mutationen sind Änderungen des gegebenen Biotypus selbst. Als Beispiele von Mutationen im Pflanzenreiche (auch im Tierreiche sind viele bekannt) können folgende angeführt werden. Das geschlitztblättrige Chelidonium

trat plötzlich in einem Bestande vom gewöhnlichen Chelidonium majus auf (Heidelberg 1590), später sind z. B. die einblättrige Erdbeere (1761), Blutbuche u. dergl., rote Formen anderer Bäume, grannenlose Getreideformen u. a. m. aufgetreten. Die Geschichte solcher Neuerscheinungen ist aber immer Zweifeln unterworfen gewesen; in unseren Tagen, nachdem die Aufmerksamkeit besonders darauf gelenkt ist, sieht man aber alljährlich derartige Vorgänge, besonders im intensiven Gartenbau, wo die Pflanzen reichlich ernährt werden. Weit grösseres Interesse als diese immerhin nur kleineren Typenänderungen haben solche tiefer gehenden Mutationen wie die von de Vries entdeckten Mutationen bei Oenothera Lamarckiana, sowie die von White beobachteten Mutationen bei Tomaten. In diesen Fällen wurden als Nachkommen z. B. von Oenothera Lamarckiana in gewissen prozentischen Verhältnissen spezifisch verschiedene Formen gebildet, deren Typus konstant blieb. Die Vermutung, dass hier Kreuzungen im Spiele sind, welche vielleicht für Whites Fall passt, hat sich hier nicht bestätigt, indem die neuen Formen durchaus nicht den Charakter von Bastarden haben. — Zu den Mutationen müssen auch solche Knospenvariationen gerechnet werden, durch welche Zweige entstehen, die typisch verschieden von der Mutterpflanze sind und dabei den neuen Typus in ihren Nachkommen beibehalten. Da aber solche Knospenvariationen öfters bei Bastarden hervortreten, kann auch hier nicht immer unmittelbar entschieden werden, ob Kreuzung mitgewirkt hat oder nicht. Über die Ursachen der Mutationen wissen wir nichts, das ganze Studium ist noch im Werden, es erfordert umfassende und wohl kontrollierte Kulturen mit genauer Stammbuchführung. Das Vorkommen von Mutationen in „reinen Linien" (S. 631) würde hier besonderes Interesse gewähren und solches ist z. B. bei Bohnen in eigenen Kulturen mehrmals nachgewiesen. Sollte es bei fortgesetzter Einwirkung gelingen, durch Änderungen der äusseren Lebensverhältnisse einen Biotypus allmählich umzugestalten, was allerdings bis jetzt noch nicht gelungen und auch wenig wahrscheinlich ist, so würde eine solche allmähliche Verschiebung des Typus nicht mit „Mutation" zu verwechseln sein.

388. Fluktuierende Variabilität. Wir haben schon S. 633 diese Erscheinung kurz erwähnt. Es dreht sich hier um die individuellen, gewöhnlichen Unterschiede in Bezug auf die Grade der verschiedenen Charaktere, welche einer Population (Bestand) eigentümlich sind. Und dabei denkt man sich gewöhnlich die Population als homogen, d. h. zu einem Biotypus gehörig. Für das wissenschaftliche Studium der Erblichkeitsfragen hat es fundamentale Bedeutung, ob eine gegebene Population wirklich homogen ist oder aber eine grössere oder kleinere Anzahl quantitativ verschiedener Typen enthält. Wir werden dieses vorläufig ausser acht lassen.

Die Fluktuationen sind demnach zahlenmässig ausdrückbare Abweichungen vom Typus der Population unter deren gegebener allgemeiner Lebenslage. Es sind dabei zweierlei Arten von Variationen ersichtlich, und zwar erstens Variationen in Bezug auf Organ-Anzahl, z. B. Anzahl der Blättchen der zusammengesetzten Blätter, Anzahl der Blüten in

Blütenständen, so z. B. der Strahlenblüten vieler Compositen u. a. m., Anzahl der Kronblätter, Staubgefässe, Karpelle usw. in den einzelnen Blüten u. a. m. Alle diese Variationen werden „meristische" Variationen genannt, weil sie Ausdrücke der Teilungsvorgänge bei der individuellen Entwicklung sind. Zweitens haben wir Variationen in Bezug auf Dimensionen oder Intensitäten, also z. B. Grösse der Organe, Intensität der Färbung, der Produktion usw., prozentischer Gehalt an charakteristischen Stoffen usw. Alle solche Variationen können Intensitäts-Variationen genannt werden. Am leichtesten sind meristische Variationen zu untersuchen, indem hier einfache Aufzählungen das Material liefern, während die Intensitäts-Variationen spezielle Messungen oder Analysen erfordern, deren Resultate in Klassen eingeteilt werden müssen.

Als Beispiel einer meristischen Variation kann (nach de Vries) die Anzahl der Strahlenblüten in den endständigen Körben von 495 gleichzeitig untersuchten Individuen von Coreopsis tinctoria dienen. Die Anzahl variierte von 3—12 und zwar in folgender Weise:

Anzahl der Strahlenblüten . .	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*
bei einer Individuenanzahl von	1	0	2	13	49	**311**	76	28	12	3

Der Mittelwert war hier 8,19 Strahlenblüten.

Als Beispiel einer meristischen Variation können auch Ludwigs Zählungen der Strahlen von 1000 Köpfen des Chrysanthemum segetum dienen. Es wurde gefunden:

Anzahl der Strahlen	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*
bei Individuen . .	1	6	3	25	46	141	**529**	129	47	30	15	12	8	6	2

Der Mittelwert war hier 13,18 Strahlenblüten.

Um auch ein Beispiel vom Tierreich mitzunehmen, seien Petersens Zählungen an 703 Butten, bei denen die Anzahl der Flossenstrahlen bestimmt wurde, hier angeführt:

Anzahl der Strahlen	*47*	*48*	*49*	*50*	*51*	*52*	*53*	*54*	*55*	*56*	*57*	*58*	*59*	*60*	*61*
bei Individuen . .	5	2	13	23	58	96	**134**	127	111	74	37	16	4	2	1

Der Mittelwert war hier 53,67 Strahlen.

Als Beispiel für Intensitäts-Variationen geben wir eigene Längenmessungen von 558 Feuerbohnen. Die gefundenen Längen teilen wir in Klassen mit dem Spielraume von 1 Millimeter ein, um überhaupt einen Überblick zu erhalten. Wir haben alsdann:

Massstab-Skala in mm	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*	*27*	*28*	*29*	*30*	*31*	*32*	*33*
Anzahl Bohnen . . .	3	7	21	23	53	69	85	75	72	56	39	25	21	4	4	1	

Der Mittelwert war hier 24,36 Millimeter.

In allen diesen Fällen bildet der mittlere Wert der Zählungen bezw. der Messungen das „Zentrum" der Variationen. Der mittlere Wert ist unter der gegebenen allgemeinen Lebenslage als typisch anzusehen; um diesen fluktuieren die individuellen Werte beiderseits als Plus- und Minus-Varianten. In sehr zahlreichen Fällen hat man sowohl bei Menschen, Tieren und Pflanzen solche symmetrische Fluktuation gefunden. Die ganze Verteilung entspricht manchmal recht gut den Zahlenreihen, welche bei Entwicklung der sogenannten Binomialformel der Mathematik hervor-

gehen. Setzen wir z. B. im Ausdruck $(a + b)^n$, den Wert für $a = b = 1$ und $n = 2$, bezw. 4 und 6, so haben wir die Reihen

$$1 + 2 + 1$$
$$1 + 4 + 6 + 4 + 1$$
$$1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1$$

usw.

Die Variationen, welche einigermassen mit solchen Reihen übereinstimmen, besagen, dass der Inbegriff der unzählbaren Einzelfaktoren während der Entwicklung unter der gegebenen Lebenslage im grossen Ganzen ebenso

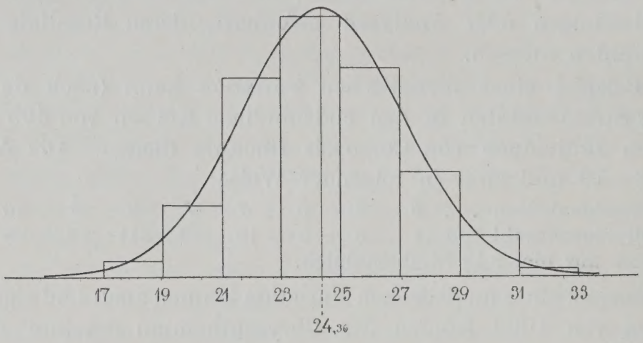


Fig. 608. Variationskurve (Treppenkurve) des Längenmasses von Feuerbohnen, vergl. Tabelle S. 635. Die Einteilung des Materials ist hier in Klassen mit dem Spielraum von 2 mm ausgeführt. Die krumme Linie ist die theoretische Binomialkurve, nach dem gegebenen Material berechnet und über den Mittelwert (24,36 mm) als Mittel konstruiert. (W. Johannsen.)

häufig zur Abweichung in der einen (Minus-)Richtung als in der anderen (Plus-)Richtung vom schliesslichen Mittelwerte Veranlassung gibt.

Den besten Überblick über solche Variationen erhält man durch Konstruktion von Variationskurven. Die einfachste Art, eine solche zu konstruieren, ist folgendes Verfahren. Längs einer wagrechten Linie (Abscissen-

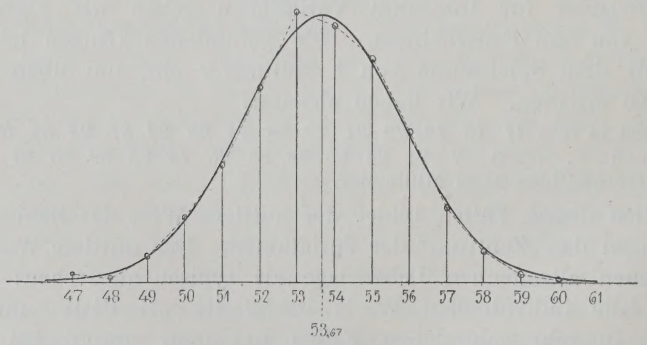


Fig. 609. Variationskurve der Rückenflossen-Strahlen einiger Butten (vergl. die Tabelle S. 635). Die krumme Linie ist die theoretische Binominalkurve nach dem gegebenen Material berechnet und über dem mittleren Wert, 53,67, als Mittel eingezeichnet. Gute Übereinstimmung der Beobachtung mit der Berechnung. (W. Johannsen.)

achse der Mathematik) werden Punkte in gleichem Abstande markiert. Die Punkte geben bei meristischer Variation die Anzahlsbefunde an, bei Intensitäts-Variationen bilden sie die Grenzen der betreffenden Klassen. Es werden in diesen Punkten senkrechte Linien gezogen (Ordinaten) und dieselben erhalten bei meristischen Variationen eine den Individuenzahlen entsprechende Höhe (Fig. 609 u. 610). Die oberen Endpunkte der Linien können alsdann verbunden werden und die empirische Kurve ist fertig. Bei Intensitätsvariationen wird für jede Klasse ein Rechteck konstruiert, deren Grösse der betreffenden Individuenanzahl entspricht (Fig. 608); man erhält so die wirk-

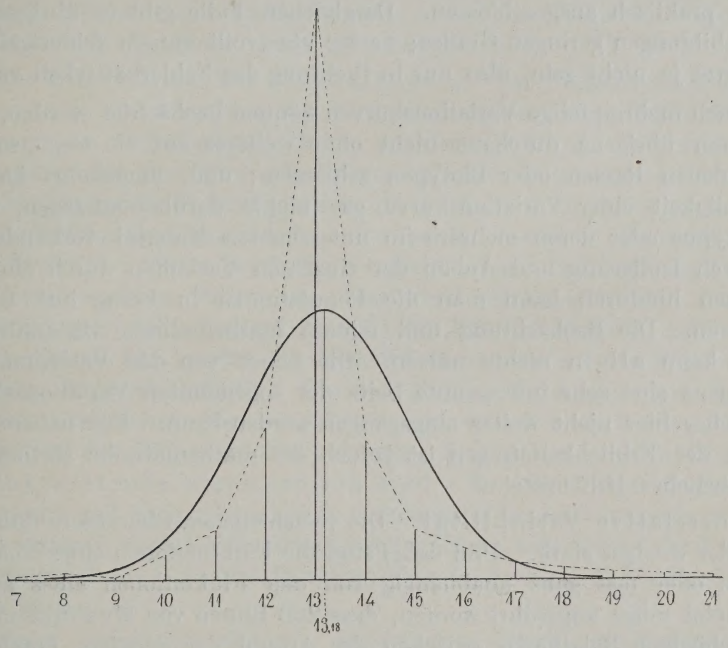


Fig. 610. Variationskurve der Strahlenblütenanzahl von 1000 durch Ludwig gezählter Köpfchen von Chrysanthemum regetum (vergl. S. 635). Die krumme Linie ist die binomiale Kurve nach dem gegebenen Material berechnet und über den Mittelwert wie in Fig. 608 konstruiert. Die beobachtete Verteilung überschreitet die Binominalkurve augenfällig in der Mitte sowie an den Flügeln. (W. Johannsen.)

liche empirische Kurve (Treppenkurve). Manchmal geht man aber einfach so vor, dass man in der Mitte der Klassenspielräume Senkrechte einzeichnet, deren Höhe der betreffenden Individuenanzahl entspricht. Die Fig. 608 bis 610 zeigen drei empirische Kurven mit der theoretischen Binominalkurve verglichen. In Fig. 608 u. 609 findet sich eine recht gute Übereinstimmung, in Fig. 610 aber nicht.

Das ist gar häufig der Fall. Sehr oft sind die empirischen Kurven schief, indem die Variationen um den Mittelwert in einer Richtung überwiegen; die Fig. 610 zeigt, was man eine Überschreitung (Exzess) nennt,

nämlich relativ viele Individuen, welche im Vergleich mit der theoretischen Kurve eine zu grosse Abweichung zeigen, dafür aber auch zu viele Individuen, welche wenig abweichen und dadurch die Kurve „hochgipfelig" machen. Dasselbe, wenn auch weniger ausgesprochen, würde die Kurve der auf S. 635 erwähnten Coreopsis zeigen. Auch ganz einseitige Kurven kommen vor, so z. B. zeigte, nach de Vries, Ranunculus bulbosus diese Variation in bezug auf Anzahl der Kronblätter:

Anzahl der Kronblätter	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
bei Individuen . . .	345	24	7	0	2	0	2

Hier war offenbar die Möglichkeit eines Auftretens von weniger als 5 Kronblättern praktisch ausgeschlossen. Dergleichen Fälle gibt es übrigens viele bei Missbildungen geringen Grades; besser als „vollkommen fehlerfrei" kann die Pflanze ja nicht sein, also nur in Richtung der Fehlerhaftigkeit variieren.

Auch mehrgipfelige Variationskurven können beobachtet werden, daraus kann man übrigens durchaus nicht ohne weiteres auf die Gegenwart von verschiedenen Rassen oder Biotypen schliessen; und, umgekehrt kann die Eingipfeligkeit einer Variationskurve gar nichts darüber aussagen, ob nur ein Biotypus oder deren mehrere im untersuchten Material vorhanden war. Nur durch Isolierung und Anbau der einzelnen Varianten durch einige Generationen hindurch kann man die Populationen in bezug auf Biotypen analysieren. Die Beobachtung und feinere mathematische Behandlung der Kurven kann allein nichts nützen. Die Lehre von den Variationskurven ist übrigens eine sehr interessante Seite der sogenannten Variationsstatistik, auf welcher hier nicht weiter eingegangen werden kann. Für nähere Untersuchung der Erblichkeitsfragen ist jedoch die mathematische Methodik ein unentbehrliches Hilfsmittel.

Korrelative Variabilität. Die verschiedenen Charaktere fluktuieren mehr oder weniger stark. Und dabei sind die Fluktuationen eines Charakters oft ganz oder fast ganz unabhängig von den Fluktationen eines anderen. Als Beispiel möge angeführt werden, dass 200 Blüten von Myosurus minimus 35 verschiedene Relationen zwischen der Anzahl der Sepalen, Petalen und Staubblätter zeigten, indem die Anzahl der Sepalen von 4—7, der Petalen von 2—5 und der Staubblätter von 2—10 variierten (H. Müller). Hier müssen sich selbstverständlicherweise insofern Korrelationen geltend machen, als bei Variationen der Anzahl der Blumenblätter auch die Verteilungen der Gefässbündel im Stiele affiziert werden usw. Und bei Organen, welche, wie Blätter, Früchte, Samen usw., bestimmt geschlossene Formen haben, variieren die verschiedenen Dimensionen in gegenseitig recht bestimmten Verhältnissen, welche allerdings bedeutende Schwankungen (Fluktuationen im korrelativen Verhältnisse) gestatten. So steigt z. B. bei solchen Organen die Breite mit der Länge nach ziemlich bestimmten Gesetzen, wenn wir das durchschnittliche Verhältnis betrachten. Dabei treten sehr viele individuelle Ausnahmen auf, lange und schmale, sowie kurze und breite Organe usw. Alle solche durchschnittlichen Verhältnisse zwischen zwei Charakteren werden korrelative Variabilität genannt. Besonders in Werken über

Pflanzenzucht finden sich viele Angaben über korrelative Variabilität. Der Umstand aber, dass sich verschiedene Rassen oder Spezies finden, bei denen solche korrelative Verhältnisse ganz verschieden auftreten, zeigt, dass korrelativ variierende Eigenschaften nicht unbedingt in fester Weise zusammengehören und die Erfahrungen bei Bastarden zeigen ferner, dass die einzelnen Charaktere meistens unabhängig von einander vererbt werden können. Auf diese Frage kommen wir später zurück, hier wollen wir nur betonen, dass die grosse prinzipielle Bedeutung, welche viele Forscher und Züchter der korrelativen Variabilität zuschreiben, sehr übertrieben scheint. Selbstverständlich bestehen innerhalb eines gegebenen Individuums weitgehende Korrelationen in der Ontogenese; aber beim Vergleiche verschiedener Individuen liegt die Sache nicht bei allen gleich.

Der Rückschlag der Fluktuationen. Die Fluktuationen sind, wie oben erwähnt, der Ausschlag von Unregelmässigkeiten der Faktoren, welche die Ontogenese beeinflussen. Darum ist von vornherein zu erwarten, dass die Nachkommen von Plus- oder Minusvarianten keinen besonderen Unterschied zeigen, sondern durchgehends gleich sind; d. h. wenn sie sich unter gleichen Bedingungen entwickeln, wäre es zu erwarten, dass sie um die gleiche typische mittlere Beschaffenheit fluktuieren. Das trifft auch in allen genauer untersuchten Fällen zu. Man sieht leicht ein, dass für solche Untersuchungen „reine Linien“ (S. 631) das Material abgeben müssen, da es von Wichtigkeit ist, hierfür ein Material zu verwenden, welches im voraus nur einen Biotypus enthält. Die betreffenden Untersuchungen sind noch nicht sehr ausgedehnt, stimmen aber so gut mit den am besten gesichteten Erfahrungen der Pflanzenzüchter überein, dass gesagt werden kann, dass die Fluktuationen nicht erblich sind. Es scheint diese Auffassung in Widerspruch mit dem sogenannten Galtonschen Regressionsgesetz zu stehen, welches aussagt, dass Kinder abweichender Eltern vom Typus der Population durchschnittlich in derselben Richtung aber in geringerem Grade abweichen wie die Eltern.

Dieses Gesetz ist ein rein statistisches Gesetz, welches teils durch Untersuchungen der menschlichen Gesellschaft, teils durch Kulturversuche mit Pflanzen gefunden wurde. Aber in beiden Fällen ist es ganz augenfällig, dass die betreffenden Populationen Gemische waren, d. h. es waren von vornherein mehrere, vielleicht sogar viele, verschiedene Typen vorhanden. Wenn wir daher in einem solchen Gemisch Minus- oder Plusvarianten aussuchen und zur Nachzucht verwenden, so versteht es sich von selbst, dass im ersten Falle relativ viele Angehörige „kleinerer“ Typen, im zweiten Falle relativ mehr Angehörige „grösserer“ Typen gewählt werden. Dadurch wird ein Erfolg der Selektion erklärt: verschiedene schon vorhanden gewesene Typen werden mehr oder wenig „gereinigt“ aus der gemischten Population isoliert; eine Änderung oder Verschiebung eines gegebenen Typus ist aber nicht erfolgt.

Es ist von der grössten Bedeutung für ein richtiges Verständnis der Erblichkeitsfragen — und damit auch für die Beurteilung der Spekulationen

über Deszendenz-Probleme — hierüber völlig im klaren zu sein. Wir können hier nicht tiefer in die Frage eindringen, es sei hier nur ein Zahlenbeispiel als Illustration der Tatsache gegeben, dass man einer Variationskurve oder einer Reihe von Varianten nicht ansehen kann, ob nur ein einziger oder mehrere verschiedene Biotypen darin versteckt sind. Wir denken uns drei Gruppen von Individuen, jede einem Typus angehörig, um welchen die Einzelindividuen fluktuieren. Lassen wir unter gegebener Lebenslage diese Typen durch die Dimensionen oder Intensitäten *9*, *10* und *11* bestimmt sein und denken wir uns etwa gleiche Fluktuationen z. B. $(1 + 1)^6$. Wir erhalten dann, wenn wir etwa 64 Individuen von jedem Typus zusammenstellen, die folgende Übersicht

Klassifikation	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*
Typus I	1	6	15	**20**	15	6	1		
Typus II		1	6	15	**20**	15	6	1	
Typus III			1	6	15	**20**	15	6	1
Die gesamte Population	1	7	22	41	**50**	41	22	7	1

Es ist überhaupt unmöglich, Variationsreihen wie dieser anzusehen, dass sie aus der Vereinigung dreier hervorgegangen ist. Das Schema kann auch dazu dienen, die Wirkung einer Selektion in der Population zu veranschaulichen. Denken wir uns, dass alles was mehr als *11* misst, als Plusvarianten zur Nachzucht ausgewählt wird, dann werden wir 30 Individuen erhalten. Davon gehört eines dem Typus I, 7 dem Typus II und 22 dem Typus III an. Folglich wird der Charakter des Typus III in den Nachkommen überwiegen, die Selektion also gewirkt haben: es resultiert daraus eine Verschiebung zu gunsten der höheren Intensität des Typus III. Man sieht aber leicht ein, dass dies nur scheinbar eine Typenänderung darstellt. Allerdings der Durchschnitts-Typus der Populationen wird geändert, aber nicht die wahren Biotypen, die maskiert werden. Der statistische Begriff eines Zahlentypus (Numerotypus, wie man sagen könnte) darf nie und nimmer mit dem biologischen Begriff Lebenstypus oder Biotypus verwechselt werden. Letzterer ist durch die Beschaffenheit der betreffenden Gameten bezw. Zygoten bestimmt, d. h. durch die „Anlagen", welche sich hier vorfanden.

In der Pflanzenzucht hat man namentlich in älterer Zeit mit gemischten Populationen gearbeitet und sodann allmählich bessere und bessere Typen herausgesucht. In den rationell arbeitenden Kreisen versteht man jetzt, besonders nach dem Beispiele von Vilmorin, die Nachkommen der einzelnen ausgesuchten Individuen besonders zu beobachten. In der Praxis sowie in der Natur tritt nicht nur Mutation typenändernd auf, sondern auch Kreuzungen, zufällig oder planmässig ausgeführt, haben auf das Auftreten neuer Typen sehr grossen Einfluss. Aus diesen Gründen kann Selektion sehr grosse Wirkungen ausüben; von wirklichem Verschieben der Biotypen ist dabei aber nie die Rede. Erblichkeit von Fluktuationen ist überhaupt nie nachgewiesen worden; je mehr die Analyse der Erscheinungen durchgeführt wird, je schärfer zeigt sich der Gegensatz zwischen reiner Fluktuation und

Mutation, zwischen vermeintlicher Kontinuität und erwiesener Diskontinuität im Entstehen neuer Biotypen. Die ganze Lehre von der Fluktuation und den Korrelationen, welche sich dabei zeigen können, bildet den Hauptinhalt der sogenannten Variationsstatistik, deren nähere Behandlung mathematische Methoden erfordert. Wird dabei aber die biologische Analyse vernachlässigt, so entstehen selbstverständlich irreführende Missverständnisse, Verwechslungen statistisch-sozialer Gesetzmässigkeiten mit biologischen fundamentalen Gesetzen.

Über die Ursachen der Fluktuationen — sowie auch der Mutationen — wissen wir eigentlich nichts. Oft wird im Leben des Individuums auf sehr frühen Stufen der Entwicklung entschieden, ob und in welchem Grade später auftretende Eigenschaften sich zeigen werden. Solche „sensible Perioden" (de Vries) verdienen nähere Erforschung.

389. Erblichkeit. Hiermit bezeichnet man meistens, und zwar in sehr vager Weise, die Tatsache, dass Eigenschaften der Organismen auch an deren Nachkommen auftreten können. Bei Generationswechsel sowie bei Formen mit getrennten Geschlechtern kann man gewissermassen von „Unterbrechung der Erblichkeit" reden, indem viele Charaktere nur in bestimmten Generationsformen oder in einem der beiden Geschlechter sich zeigen. Wir sehen daraus, dass Eigenschaften, welche unzweifelhaft in den Gameten oder Zygoten in irgend einer Weise repräsentiert sind, nicht immer zum Vorschein kommen. In solchen Fällen spricht man oft von latenten Eigenschaften (oder Anlagen). Mit dieser Bezeichnung kann aber auch der Fall bezeichnet werden, dass eine Eigenschaft sich überhaupt nicht zeigt, obwohl „etwas" in den Gameten vorhanden ist, das — unter passenden Bedingungen, etwa durch irgend einen supplierenden Faktor — die betreffende Eigenschaft wohl hervorrufen könnte. Die Hervorrufung solcher Eigenschaften, welche vermeintlich (oder sicher) früher charakteristisch für die betreffende „Sippe" war, wird allgemein als Atavismus (atavus, Vorfahre) bezeichnet.

Obwohl keine scharfe Grenze zwischen Fortpflanzung vegetativer Art und sexueller Art existiert, wird häufig der Ausdruck „Erblichkeit" wesentlich in Verbindung mit Fortpflanzung durch Geschlechtszellen (bezw. parthenogenetische Eier) gebraucht. Insofern könnte man das Wesen der Erblichkeit darin sehen, dass Organismen Geschlechtszellen oder allgemeine Fortpflanzungszellen abgeben, die dieselben Charaktere tragen wie diejenigen, aus welchen sie selbst hervorgegangen sind. Bei Betrachtung der Bastardnachkommen werden wir sehen, dass die Anlagen zu den betreffenden Charakteren hier in sehr verschiedenen Kombinationen in den Geschlechtszellen auftreten können. Darum bieten die Nachkommen der Bastarde so günstiges Material zur Analyse der eigentlichen Elemente der Erblichkeit. Während bei rein vegetativer Teilung die abgetrennten Organe einfach die während der Verbindung mit der Mutterpflanze erfolgte Entwicklung fortsetzen, durchläuft das durch Vereinigung zweier Gameten entstandene neue Individuum alle der betreffenden Spezies zukommenden ontogenetischen Ent-

wicklungsphasen, mit der Embryobildung anfangend. Das Gleiche gilt für parthenogenetische Eier u. dergl.

390. Pangenesis-Lehre. Ganz natürlich nehmen die Hypothesen über die Erblichkeit fast immer ihren Ausgang von der Betrachtung der Gameten bezw. von der befruchteten (oder parthenogenetischen) Eizelle. Die Frage, wie die Fortpflanzungszellen „Anlagen" zu den Charakteren des erwachsenen Organismus enthalten können, hat ja auch das allergrösste Interesse. Zahlreiche Spekulationen haben darauf Bezug genommen. Besondere Erwähnung verdient die Pangenesis-Lehre; sie ist wohl am klarsten von de Vries auseinandergesetzt worden (1889) mit Spencer, Nägeli, Darwin, Erlsberg u. a. als Vorgängern. Die leitende Idee ist die, dass den verschiedenen „selbständigen Eigenschaften" des Organismus gewisse materielle, chemische oder dynamische „Gebilde" zugrunde liegen. Die Existenz solcher Gebilde („Pangene" oder „Gene") in einer Fortpflanzungszelle entscheidet, ob die betreffende Eigenschaft in dem aus der Zelle hervorgehenden Organismus überhaupt auftreten kann — wenn nämlich die Lebenslage ihrerseits die Erscheinung ermöglicht. Für jede „selbständige Eigenschaft" werden also besondere Pangene angenommen, und diese müssen infolge der Natur der Sache in irgend einer Weise wachstumsfähig und teilbar sein, derart, dass Tochterzellen mit allen Pangenen versorgt werden können.

Es muss in jedem speziellen Fall näher geprüft werden, was man als „selbständige" elementare Eigenschaft ansehen darf. Es ist dies aber stets eine äusserst schwierige Aufgabe. Während man früher häufig den Charakter einer Spezies als ein zusammengehöriges Ganzes betrachtete, hat sich die Pangenesislehre in Verbindung mit der Auffassung entwickelt, dass der Charakter eines Spezies aus zahlreichen Einzeleigenschaften oder besser Eigenschaftseinheiten besteht, welche durch selbständige Pangene repräsentiert sind. Vergleicht man die Pflanzenspezies miteinander, so wird es auch deutlich, dass sich sehr viele gemeinsame Züge, identische Einzeleigenschaften finden, derart, dass Speziesunterschiede wenigstens teilweise auf verschiedenen Kombinationen solcher Züge beruhen, wozu dann allerdings auch besondere, charakteristische spezifische Eigenschaften kommen. Diese ganze Auffassung findet eine grosse Stütze in den Resultaten der Bastardforschung; vergl. den folgenden Paragraphen.

Es ist von Wichtigkeit, besonders hervorzuheben, dass die Pangene nicht bestimmte Organe (oder Gewebe, Zellenbezirke usw.), sondern Eigenschafts-Einheiten repräsentieren, seien es nun Eigenschaften, welche sich in der ganzen Pflanze zeigen oder — infolge verschiedener Zustände in den verschiedenen Organen — nur in bestimmten Organen erscheinen können. Dazu wird kaum eine ungeheure Anzahl verschiedener Pangene gefordert; eine grössere Zahl solcher Pangene müssten wir allerdings annehmen. Die Ontogenese sollte auf Grundlage dieser Pangene erfolgen; die Lebenslage des sich im Mutterleibe entwickelnden Embryos sowie die Wechselbeziehungen der Charaktere und Organe desselben würden dann bedingen, dass die nacheinander folgenden Entwicklungsphasen die besonderen Ursachen vieler Eigen-

tümlichkeiten der weiteren Entwicklung mit sich führen. Es ist demnach kein Grund vorhanden, ein unübersehbares Heer selbständiger Anlagen („Determinanten" Weismanns u. dergl.) als Repräsentanten jedes einzelnen Zuges im Charakter des erwachsenen Organismus anzunehmen. Solche „präformistische" Auffassung, welche gleichsam alle Möglichkeiten der Ontogenese als Wirklichkeiten im befruchteten Ei sich vorstellt, ist ganz absurd. Die Pangene sind übrigens bloss Ausdrücke einer biologischen Abstraktion ähnlicher Art wie Moleküle oder Atome der Chemie.

Die Idee Darwins (1868), dass alle Körperteile Pangene produzieren, welche in den Geschlechtszellen gesammelt werden, hat nur historisches Interesse, z. B. als Ausdruck seiner Auffassung einer Erblichkeit „erworbener" Eigenschaften, vergl. S. 652. — Die Frage der Teilbarkeit der Organismen hat auch ein gewisses Interesse für Erblichkeitsfragen. Zwei Auffassungen stehen sich hier gegenüber. Nach der einen (Vöchting, Hertwig, de Vries u. a.) repräsentiert jede lebende Zelle in gleicher Art die Charaktere der Spezies bezw. der Varietät oder Linie, und hat deshalb an und für sich die Fähigkeit, den ganzen Organismus zu reproduzieren, welches nur durch sekundäre Verhältnisse — z. B. Stoffmangel, einseitige Entwicklung, abgeschlossener Bau usw. — oft unmöglich gemacht wird. Die bei den Pflanzen weitgehende Teilbarkeit sowie andere der auf S. 476 erwähnten Umstände sprechen wohl stark für eine solche Auffassung. Auch die gleichmässigen Teilungsvorgänge der Kerne bei den vegetativen Zellteilungen stützen diese Auffassungen, insofern man überhaupt die Chromosomen, bezw. Chromatinkörner als „Träger" der Pangene ansehen mag. Weismann dagegen nimmt an, dass die meisten Gewebezellen während der Ontogenese so weit sich spezialisieren (unter Verlust der meisten „Determinanten"), dass sie alle Speziescharaktere verlieren mit Ausnahme derjenigen, welche sich in der Ausgestaltung der betreffenden Zellen äussern. Diese Auffassung ist auf botanischem Gebiete jedenfalls gänzlich unhaltbar; man denke nur daran, dass bei Begoniablättern u. a. sogar Epidermiszellen neue Individuen gründen können (S. 477). Alle Zellen des Individuums haben das Gepräge der betreffenden Spezies. In dieser Beziehung ist kein Unterschied zwischen Körperzellen und Geschlechtszellen vorhanden.

391. Bastard (Hybrid) ist die Bezeichnung für Organismen, deren Eltern verschiedenen Spezies (Spezies-Bastarde) oder Varietäten (Varietäts-Bastarde) oder im allgemeinen verschiedenen Biotypen angehören. Man bezeichnet die Abstammung des Bastards durch ein × zwischen den Namen der beiden betreffenden Spezies, Varietäten usw., wobei der Name der Mutter zuerst angeführt wird. Das Zeichen × bedeutet also: „bestäubt mit" oder „befruchtet durch". Wünscht man ganz unzweifelhaft anzugeben, welche Form als Mutter bezw. Vater beteiligt war, so können Geschlechtszeichen benutzt werden, z. B. Lychnis diurna ♀ × Lychnis vespertina ♂. (Statt ♂ wird oft ♁ gesetzt). Im allgemeinen ist es, jedenfalls für fernere Nachkommen, gleichgültig, welche der beiden Spezies oder Varietäten als Vater oder Mutter fungiert.

Sehr scharf aber ist zu scheiden zwischen dem direkt erzeugten Bastard (erster Generation, direktes Kreuzungsprodukt), jetzt nach Bateson meist als F_1 bezeichnet, und den Nachkommen des Bastards (bei Selbstbestäubung oder bei Befruchtung gleichgestellter Individuen), als F_2 bis F_n — 2^{ter} bis n^{ter} Generation — zu bezeichnen. F_1 verhält sich meistens ganz anders als F_2 — F_n. Und es ist leicht zu verstehen, dass es weniger das Verhalten des direkten Bastards F_1, als das Verhalten seiner Nachkommen ist, welches hier das Hauptinteresse beanspruchen muss.

Je näher zwei Spezies vermeintlich miteinander „verwandt" sind, je leichter gelingt meistens die Kreuzung. Dabei kann man bei morphologischer Ähnlichkeit getäuscht werden; so ist es nicht gelungen, Apfel und Birne zu kreuzen, während in gewissen Fällen Bastarde zwischen Spezies, welche verschiedenen Gattungen angehören, entstanden sind („Gattungsbastarde") z. B. Triticum × Aegilops, Silene × Lychnis. Unsere Kenntnis von den Bastarden ist wesentlich durch planmässige Kreuzungsversuche gewonnen worden; in der freien Natur finden sich aber viele Bastarde, besonders innerhalb gewisser Gattungen, im Pflanzenreich z. B. bei Salix, Viola, Datura, Rosa, Primula, Drosera u. a.; ferner auch bei Kryptogamen, wie z. B. Farnen.

Der unmittelbare Bastard F_1 kann Eigenschaften sowohl der Mutter- als der Vaterform erhalten, daraus folgt aber durchaus nicht, dass er eine „Zwischenform", ein Mittelding der Elternformen ist. Betrachtet man alle Eigenschaften gleichzeitig, kann man allerdings häufig einen solchen Eindruck erhalten, aber eine derartige summarische Betrachtung gibt keinen Einblick in die Frage, wie wir gleich sehen werden. In vielen Fällen nähert sich der Bastard sehr stark der einen elterlichen Form bis zur völligen Verwechslung mit dieser. Über die Bastarde F_1 kann im übrigen noch folgendes gesagt werden. Bastarde zwischen wenig übereinstimmenden Spezies sind, falls sie überhaupt zustande kommen, öfters schwach und unfruchtbar oder fast unfruchtbar, wie dieses letztere bekanntlich mit Maultieren der Fall ist. So auch z. B. mit dem Bastard von Roggen und Weizen. Bastarde mehr übereinstimmender Spezies sowie Varietätsbastarde sind meistens kräftig, können aber doch mitunter in der Fruchtbarkeit etwas den reinen Formen nachstehen. Pflanzenbastarde zeigen wohl häufiger Missbildungen, besonders in den Blüten, als die reinen Formen. Und häufig können durch Bastardierung Eigenschaften zum Vorschein kommen, die sich bei den reinen Formen nicht fanden. Es mag dies vielleicht in seltenen Fällen Ausdruck einer Mutation sein, meistens ist sie aber eine Reaktion der Vereinigung verschiedener Anlagen der Elternformen. Auch spricht man von einer Aktivierung vermuteter latenter Anlagen, eine Bezeichnung, die aber rein provisorisch ist. Diese Fragen werden in der Jetztzeit sehr lebhaft diskutiert.

Die Nachkommen der Bastarde (F_2—F_n) zeichnen sich meistens durch hochgradige Verschiedenartigkeit aus. Gerade deshalb hat künstliche Kreuzung grosse praktische Bedeutung, besonders im Gartenbau und bei der

Zucht von Luxustieren. Sehr viele Zierpflanzen sind durch Kreuzung gewonnen und durch vegetative Fortpflanzung vermehrt worden, weil sie bei sexueller Fortpflanzung nicht konstant sind. Sehr viele Formen können aber durch planmässige Isolierung zur Konstanz gebracht werden, wie aus dem folgenden ersichtlich wird.

392. Bei wirklich wissenschaftlichen Untersuchungen über Bastarde darf man sich nicht, ebenso wenig wie bei anderen Erblichkeitsstudien, damit begnügen, die Individuen als Einheiten zu betrachten; die einzelnen Eigenschaften eines gegebenen Individuums oder, genauer gesagt, die diesen einzelnen Eigenschaften zugrunde liegenden „Anlagen" (Pangene) müssen für sich besonders in Rechnung gezogen werden. Das Verdienst, dies präzisiert zu haben und durch meisterhafte Versuche den Weg zum exakten Studium der Bastarde gezeigt zu haben, gebührt dem Brünner Augustiner Abt Gregor Mendel. Seine vor mehr als 40 Jahren ausgeführten Untersuchungen gerieten in Vergessenheit, bis vor wenigen Jahren de Vries, Correns und Tschermak fast gleichzeitig die Mendelschen Arbeitsweisen und Hauptresultate wieder entdeckten. Jetzt werden „Mendelsche" Studien in allen Ländern eifrig getrieben, so z. B. in grossem Massstabe in England, wo Bateson und seine Schüler tätig sind.

Bei Kreuzungsstudien muss man zunächst darüber Klarheit gewinnen, welche Einzeleigenschaften bei den beiden gekreuzten Sippen verschieden sind. Die Sippen können in einer solchen Eigenschaft oder in mehreren differieren. Die Eigenschaften können, wo sich Unterschiede zeigen, in vielen Fällen leicht herausgegriffen und paarweise gruppiert werden. Bei Pflanzen kann die eine Sippe z. B. behaart sein, die andere glatt. Behaartheit und Glätte der Haut sind ein solches Eigenschaftspaar, in welchem eine Differenz der sich kreuzenden Pflanzen ausgedrückt ist. Ferner als Beispiele: Ganzrandigkeit und Geschlitztsein der Blätter, bezw. mässige Einschnitte und weitgehende Einschnitte (bei vielen Rassen also „normale" Blätter und „laciniate" Blätter); ferner Grannen und Fehlen von Grannen, und schwarze * oder gelbe (nichtgefärbte) Spitzen bei Getreidearten; Stärke* oder andere Kohlehydrate (Fehlen von Stärke) im Endospermen der Maissamen; das berühmte Mendelsche Beispiel gelbe* und grüne Kotyledonen (Ausbleiben des Gelbwerdens) bei Erbsen; gefärbte und weisse Kronblätter bei vielen Blüten, hoher Wuchs und Zwergwuchs usw. Bei Tieren lassen sich in ganz ähnlicher Weise solche Paare differenter Einzeleigenschaften gleichgestellter oder gleichberechtigter Natur angeben; durch die Analyse der Bastards-Nachkommen treten sie erst recht hervor. In vielen Fällen, besonders bei Bastardierung abweichenderer Spezies lässt sich eine solche Paarung nicht überall durchführen. Diesen Punkt werden wir später kurz zu betrachten haben.

Zunächst betrachten wir solche Bastarde, deren Eltern in den paarweise gruppierten Eigenschaften verschieden waren. Man verwendet verschiedene Zeichen für die Bezeichnung solcher Paare. Am einfachsten kann man grosse Buchstaben, *A*, *B*, *C* usw. als Bezeichnung für die Eigen-

schaften (bezw. deren Pangene) bei der einen Sippe, und kleine Buchstaben *a*, *b*, *c* usw. als Bezeichnung der entsprechenden Paarlinge der anderen Sippe benutzen. Der unmittelbare Bastard, F_1, hat demnach in bezug auf diese Eigenschaften (oder deren Pangene) die Formel: $F_1 = Aa + Bb + Cc + Dd$ usw., während die reinen Sippen durch $AA + BB + CC$ usw. und $aa + bb + cc$ usw. auszudrücken sind. Bei diesen führen die beiden Geschlechtszellen, die Gameten in die befruchtete Eizelle, die Zygote, gleiche Anlagen über, es wird eine „Homozygote" gebildet, während der Bastard ja eben durch die Vereinigung verschiedener ausgestatteter Gameten entsteht; es wird hier eine Heterozygote gebildet.

Betrachten wir der Einfachheit halber nur ein einziges Eigenschaftspaar, *AA* und *aa* der reinen Sippen, so haben wir den Bastard als Heterozygote *Aa* bestimmt, indem der eine der Gameten *A* liefert, der andre *a*. Beim unmittelbaren Bastard F_1 können, wenn wir nur ein einziges Eigenschaftspaar berücksichtigen, drei verschiedene Fälle eintreten: 1. die Eigenschaften werden sich mischen, einander gleichsam verdünnend, oder 2. sie äussern sich „mosaikartig", fleckenweise am Bastardkörper oder endlich 3. die eine Eigenschaft macht sich allein geltend oder sie überwiegt jedenfalls ganz und gar die andere Eigenschaft. Diese wird als weichende oder rezessive Eigenschaft, die andere als herrschende, dominierende Eigenschaft bezeichnet.

Beispiele einer Mischung oder Verdünnung sind recht häufig bei Pflanzen, so haben wir viele Beispiele in bezug auf Farben, z. B. Bastarde von Bohnen mit violetter und rein weisser Kronfarbe und Mirabilis Jalapa rosea mit roter Krone × M. J. alba mit weisser Krone. Hier hat der Bastard F_1 eine verdünnte violette bezw. rote Farbe. Die Farben der Maisfrüchte sind in gewissen Fällen bei Bastarden intermediär, in anderen aber nicht. Auch in bezug auf Dimensionen können intermediäre Charaktere am Bastard F_1 sich zeigen, so z. B. die Grösse und Form der Samen vieler Bohnenbastarde u. a. m. Im voraus kann man nie das Verhalten wissen, es muss von Fall zu Fall geprüft werden.

Beispiele von Mosaikbildung sind gar nicht selten. So gibt die Kreuzung der gewöhnlichen dornfrüchtigen Datura mit der glatten Varietät einen Bastard, dessen Früchte ab und zu stellenweise glatt, stellenweise ganz dornig sind. Bei Vitis-Bastarden hat Millardet gefunden, dass die Spaltöffnungen teils als intermediäre Bildungen auftreten, teils aber als „reine" Formen der elterlichen Sippen. Die häufig auftretenden gefleckten und gestreiften Blüten sind aber nicht (wenigsten in den meisten Fällen nicht) als Mosaikbastarde zu deuten; das Gefleckt sein ist jedenfalls als Regel ein besonderer Charakter. Ob in allen Fällen Mosaikbildung wirklich eine im Bastardkörper vor sich gehende vegetative Trennung der die Eigenschaften der Eltern bedingten Pangene bedeutet, ist noch nicht zu übersehen. Die Ansichten gehen hierüber auseinander. Wir können hier auf diese ganze Frage nicht näher eingehen.

Der dritte Fall, dass die eine Eigenschaft Dominanz zeigt, während

die andere rezessiv ist, scheint der häufigste zu sein. In den meisten der oben erwähnten Beispiele paarweiser Eigenschaften ist die zuerst genannte Eigenschaft dominierend (die augenfälligsten Beispiele mit einem * versehen). Mitunter aber zeigen sich in diesem Verhalten Unregelmässigkeiten. Im voraus lässt sich nie mit Sicherheit entscheiden, welche Eigenschaft dominieren wird. Wo — wie es ja meist der Fall ist — ein positiver Charakter einem negativen („Fehlen" der Behaartheit, der Färbung usw.) gegenüber steht, wird zwar häufig der positive Charakter dominieren. Aber es trifft dies durchaus nicht immer zu. Diese Erscheinung deutet auf die Mitwirkung von Hemmungsfaktoren als Ursache des „Fehlens". Es würde indessen zu weit führen, diesen Gedanken hier weiter zu erörtern.

Indem nun, wenn wir sämtliche Eigenschaften der Elternformen in Betracht ziehen, einige Eigenschaften des einen Elters und einige des andern Elters dominieren, ferner auch einige Eigenschaften sich „mischen" können, wird der Bastard F_1 als Ganzes betrachtet, oft den Eindruck einer „Mittelform" machen. Diese summarische Auffassung hat unzweifelhaft die Entwicklung einer richtigen Auffassung auf Grundlage der Analyse der selbständigen Einzeleigenschaften sehr lange aufgehalten.

Die Nachkommen der Bastarde, F_2 usw., zeigen nun eigentümliche Verhältnisse. Wir werden dabei die Mosaikbastarde ausser Acht lassen und nur die beiden häufigsten Fälle in Betracht ziehen, wo in F_1 die beiden Eigenschaften eines Paares entweder sich mischen oder mehr oder weniger deutliches einseitiges Dominieren zeigen. Wir sehen hier, dass bei Bildung der Geschlechtszellen eine Trennung, eine „Spaltung" der beiden zu einem Paare gehörenden Eigenschaften (bezw. deren „Anlagen" oder Pangene) eintreten kann und meistens auch wirklich erfolgt. Wir halten uns an diesen wichtigsten Fall. Wahrscheinlich im Synapsis-Stadium (S. 515) bei der Bildung der Geschlechtszellen erfolgt eine Umlagerung der die betreffenden Eigenschaften repräsentierenden oder bedingenden Bildungen (sagen wir einfach Pangene), derart, dass zwei von den vier erzeugten Gameten die eine Eigenschaft des Paares tragen, zwei die andere Eigenschaft. Die Gameten des Bastards Aa haben also entweder den Wert A oder a, was sowohl für die männlichen als für die weiblichen Gameten gilt. Kurz gesagt, die Eizellen sowie die Pollenkörner repräsentieren A oder a und zwar in relativ gleicher Häufigkeit. Folglich muss, sowohl bei Selbstbestäubung als bei Befruchtung der Bastardpflanzen unter sich, im grossen Ganzen ebenso häufig eine Eizelle A oder a mit einer Spermazelle A oder a zusammentreffen, und daraus ergeben sich mit gleicher Wahrscheinlichkeit die vier Kombinationen AA, Aa, aA und aa als Zygoten. Indem Aa und aA gleichwertig sind, beide nämlich mit dem ursprünglichen Bastard völlig übereinstimmen, erhält man als Wahrscheinlichkeitsformel für die Beschaffenheit der Bastardnachkommen

$$F_2 = {}^1/_4\, AA + {}^1/_2\, Aa + {}^1/_4\, aa.$$

Beispiele hierfür sind jetzt in zahlreicher Fülle verhanden. So zeigen z. B. nach Correns die Nachkommen des Bastards Mirabilis Jalapa rosea × M. J. alba 25 Prozent rot-, 50 Prozent hellrot- und 25 Prozent weiss-

blühender Pflanzen. Hier erschien eben im Bastard eine „Mischung" der Eigenschaften rot und weiss (= Farbe fehlend); die Eigenschaften spalteten sich aber wieder bei Bildung der Geschlechtszellen. Wenn Dominanz vorhanden ist, können wir dieses dadurch ausdrücken, dass der Buchstabe, welcher die dominierende Eigenschaft bezeichnet, **fett** gedruckt wird. Bei Kreuzung von Zuckermais (ohne Stärke im Endosperm) mit Stärkemais, bezw. mit AA und aa bezeichnet, wird der Bastard mit Aa bezeichnet. Wenn aber angegeben werden soll, dass die Eigenschaft „Stärke im Endosperm" a, über „Nichtstärke" A dominiert, schreiben wir den Bastard etwa so $A\boldsymbol{a}$. Wir erhalten dann in diesem Falle folgende Formel für die Nachkommen:

$$F_2 = {}^1/_4\, AA + {}^1/_2\, A\boldsymbol{a} + {}^1/_4\, \boldsymbol{aa}.$$

Dies stimmt mit der Beobachtung: die Kolben, welche sich an dem Bastarde F_1 von Stärkemais × Zuckermais entwickeln und welche also die Nachkommen in Form von Embryonen und Endospermen tragen, enthalten durchschnittlich 25 Prozent stärkefreier, darum geschrumpfter Körner, dagegen 75 Prozent stärkehaltiger, praller Körner.

Daraus ergibt sich, dass ein Viertel der Nachkommen (F_2) den rezessiven Charakter trägt, dagegen drei Viertel den dominierenden Charakter besitzen. Von diesen sind aber die zwei, also die Hälfte sämtlicher Nachkommen, wieder heterozygotisch, ganz wie oben bei Mirabilis erwähnt. Aber hier, wo ausgeprägte Dominanz vorhanden ist, kann man nicht bei blosser Betrachtung entscheiden, ob ein Individuum „Bastardnatur" hat oder „rein" ist, also heterozygotisch oder homozygotisch ist. Individuen mit rezessivem Charakter sind in bezug auf diesen stets homozygotisch, denn sonst könnte dieser Charakter ja nicht in die Erscheinung treten. Die rezessiven Eigenschaften sind demnach bei den Bastardnachkommen leicht rein zu züchten: Sie verschwinden allerdings beim Bastardieren sofort (und dadurch irregeleitet, hat vielleicht früher mancher das weitere Arbeiten aufgegeben), aber sie erscheinen wieder und wo sie sich zeigen, sind sie rein homozygotisch anwesend. Die ganze Spaltung eines Eigenschaftspaares im Laufe der Generationen, ganz unabhängig von der Frage einer Dominanz oder Mischbarkeit, lässt sich schematisch wie folgt illustrieren, indem einfachheitshalber Selbstbestäubung und gleiche Fruchtbarkeit aller Individuen vorausgesetzt wird:

Generation	Schema des Spaltungsgesetzes eines einfachen Bastardes	Relative Häufigkeit der Zygoten AA	Aa	aa
F_1	Der Bastard Aa		1	
F_2	${}^1/_4\, AA$ ${}^2/_4\, Aa$ ${}^1/_4\, aa$	${}^1/_4$	${}^2/_4$	${}^1/_4$
F_3	${}^2/_8\, AA$ ${}^1/_8\, AA$ ${}^2/_8\, Aa$ ${}^1/_8\, aa$ ${}^2/_8\, aa$	${}^3/_8$	${}^2/_8$	${}^3/_8$
F_4	${}^4/_{16}\, AA$ ${}^2/_{16}\, AA$ ${}^1/_{16}\, AA$ ${}^2/_{16}\, Aa$ ${}^1/_{16}\, aa$ ${}^2/_{16}\, aa$ ${}^4/_{16}\, aa$	${}^7/_{16}$	${}^2/_{16}$	${}^7/_{16}$
F_5	${}^8/_{32}\, AA$ ${}^4/_{32}\, AA$ ${}^2/_{32}\, AA$ ${}^1/_{32}\, AA$ ${}^2/_{32}\, Aa$ ${}^1/_{32}\, aa$ ${}^2/_{32}\, aa$ ${}^4/_{32}\, aa$ ${}^8/_{32}\, aa$ usw.	${}^{15}/_{32}$	${}^2/_{32}$	${}^{15}/_{32}$

Im Laufe der Generationen würden sodann die reinen Formen allmählich in überwiegender Anzahl abgespaltet werden. All dies gilt, wo die Eltern nur in einem Punkte abweichen; die betreffenden Bastarde werden monohybride genannt.

Da nun aber die Bastardeltern in vielen Eigenschaften verschieden sein können, wodurch Polyhybride entstehen, wird es verständlich, dass die Spaltungen und die darauf folgenden Vereinigungen der Gameten ausserordentlich viele verschiedene Kombinationen bedingen können. Denn die gepaarten Eigenschaften (oder deren Pangene) spalten und verteilen sich auf die Gameten gänzlich unabhängig voneinander (abgesehen von den seltenen Fällen zusammengekoppelter Eigenschaften, welche hier nicht näher berührt werden können). Gibt ein Eigenschaftspaar schon 4 Kombinationen (mit 3 wirklich verschiedenen Zygoten, darunter 2 Homozygoten als Resultat) so geben 2 Eigenschaftspaare 16 Kombinationen (mit 9 wirklich verschiedenen Zygoten, wovon 4 Homozygoten sind; darunter die 2 der reinen Sippen). Und so kommen wir bald zu unübersehbaren Reihen. Die Vereinigung und Trennung von Eigenschaften gelingt in allen Fällen, wo sie wirklich selbständig sind und einander nicht physiologisch ausschliessen.

Nun sind aber die Spaltungen nicht immer ganz sauber durchgeführt, eine Erscheinung, die weiterer Untersuchung noch dringend bedarf. Und durch die Vereinigung verschieden beschaffener Gameten können mitunter anscheinend ganz neue Erscheinungen, gewissermassen Synthesen neuer Eigenschaften in Erscheinung treten. So z. B. wenn zwei Rassen weisser Levkojen als Kreuzungsprodukt blau- oder rotblühende Pflanzen ergeben, oder wenn z. B. gewisse weisse und gelbe Mirabilisrassen im Bastarde rotes Pigment neben gelb zeigen usw. Die betreffende neu auftretende Eigenschaft mag in solchen Fällen oft komplexer Natur sein, als Reaktion der Vereinigung — oder Trennung — verschiedener Pangene aufzufassen sein. Manchmal sind diese Erscheinungen als Wiedererwachen „latenter" Eigenschaften aufgefasst worden; mit welcher Auffassung aber gar keine Erklärung gegeben ist. Für ein eingehendes Studium dieser Verhältnisse muss aber auf die Spezialliteratur verwiesen werden.

Zu besprechen bleiben uns nur noch die Bastarde, bei welchen sich die hier erwähnten „Mendelschen" Spaltungen und Kombinationen nicht zeigen. Es sind dies besonders Bastarde weniger verwandter Spezies, während das oben betrachtete Verhalten besonders auf Varietätenbastarde zutrifft. Berühmt sind gewisse Hieraciumbastarde, welche als Bastarde gleich konstante Formen geben, die mehr oder weniger deutlich in der Mitte zwischen den elterlichen Typen stehen. Ferner auch die Bastarde mehrerer der von de Vries gefundenen, durch Mutation entstandenen Oenothera-Formen, welche durch Kreuzung untereinander und mit der Mutterform nicht Mittelbildungen, sondern in verschiedenen Prozentzahlen die betreffenden reinen Formen ergeben. — Die Bastardlehre ergibt also ein Bild von grosser Mannigfaltigkeit, das hier nur in Kürze skizziert werden konnte.

Pfropfhybride hat man Bastarde genannt, welche auf vegetativem Wege, nach Pfropfung verschiedener Spezies oder Varietäten aufeinander, entstanden sein sollen.

Das berühmteste Beispiel dafür, Cytisus Adami hat man mitunter als gewöhnlichen sexuellen Bastard aufgefasst, denn es fehlte bisher nähere Begründung für die Annahme einer anderen Erklärung. Die Möglichkeit der Entstehung von Pfropfhybriden musste a priori zugegeben werden, eben so gut wie vegetative Spaltung bei Mosaikbastarden eintreten kann. Viele angeführte Beispiele für Pfropfhybride sind wohl eher Resultate der durch die Pfropfung geänderten Ernährung oder in gewissen Fällen eine Folge von Ansteckung. Im Jahre 1908 ist es aber Winkler gelungen einen Pfropfhybrid zwischen Solanum Lycopersicum und S. nigrum experimentell zu bilden.

Nach Entdeckung der Doppelbefruchtung ist Xenienbildung = Umprägung von Teilen der Mutterpflanze durch Einfluss fremden Pollens, höchst zweifelhaft geworden.

393. Phylogenese. Wie auf S. 630 angeführt, werden die Spezies nicht mehr als getrennte Schöpfungs-Einheiten angesehen, sondern als mehr oder weniger verwandte Organismengruppen betrachtet, wobei man annimmt, dass neue Spezies, neue Biotypen aus älteren entstanden sind. Insofern betrachtet man die existierenden Typen nicht als unveränderlich; sie müssen sich im Laufe der Zeiten verändert haben und auch fernerhin veränderlich sein. In welcher Weise die jetzt lebenden Formen genealogisch verwandt sind, müssen spezielle Untersuchungen zu beleuchten streben; weiter als bis zu einem Grad von Wahrscheinlichkeit können wir nicht kommen, so lange wir nicht direkt das Entstehen neuer Typen beobachten. Dabei dürfen wir nie vergessen, dass weitgehende Ähnlichkeit an sich kein sicherer Beweis für wirklich gemeinsame Abstammung engerer Art ist. Die Lehre von der Verwandtschaft der natürlichen Spezies, Varietäten usw. wird dann wesentlich eine vergleichende Wissenschaft, eine Hauptdisziplin der systematischen Botanik, bezw. Zoologie.

Die Entwicklung im Laufe der Zeiten, die „Evolution", welche eine gegebene Spezies durchlaufen haben mag, während welcher also eine Reihe von Generationen vielleicht mehrmals ein neues typisches Gepräge erhalten hat, wodurch sie mehr oder weniger von der ursprünglichen Stammform abgewichen ist, wird Phylogenese genannt, d. i. Stammes-Entwicklung (vergl. S. 596) im Gegensatz zur Ontogenese, der Entwicklung des einzelnen Individuums (S. 580). Das Wort Phylogenese betont eben ausdrücklich die Auffassung, dass die Spezies nicht „fertig" geschaffen sind, sondern dass die Organismen im Laufe der Zeiten ihre speziellen Organisationen erhalten haben. Und mit dieser Auffassung eng verknüpft ist die Anschauung, dass auch in der Zukunft die Organisationen Veränderungen erleiden können, dass eben neue Biotypen entstehen werden.

Ausser den Stützen, welche aus einer unbefangenen Betrachtung des natürlichen Systems der Tiere und Pflanzen mit ihren trotz aller Skepsis deutlich ausgesprochenen näheren oder ferneren „Verwandtschaftsverhältnissen" hervorgehen, hat die phylogenetische Auffassung der Speziesbildung eine mächtige Stütze in den Zeugnissen der Fossilien, welche eine fortschreitende Entwicklung der Lebensformen zeigen, indem die jüngsten Ablagerungen meistens die höchste Organisation aufweisen. Als drittes Moment wird häufig angeführt, dass die Ontogenese in vielen Punkten eine Rekapitulation der Phylogenese darstellt. Diese Annahme ist jedoch besonders in bezug auf die Pflanzen sehr unsicher und zweifelhaft, so dass wir sie

hier nicht näher in Betracht ziehen können. Dagegen geben die sogenanten rudimentären Organe oft Andeutungen in bezug auf genealogische Fragen; wenn so z. B. die Salviablüte zwei entwickelte und zwei gänzlich rudimentierte (reduzierte) Staubblätter besitzt, so deutet dies auf die Abstammung von normalen Labiaten mit vier Staubbeuteln usw. Immerhin dürfen solche und andere auf morphologische Verhältnisse gegründete Schlüsse nur mit Vorsicht verwandt werden (Göbel).

Die Auffassung von der Entstehung der Spezies durch eine stets fortschreitende Evolution, die sogenannte Abstammungs- oder Deszendenzlehre, ist viel älter als das berühmte Darwinsche Werk „Origin of Species". Zahlreiche Denker und Forscher seit dem Altertum haben ähnliche Auffassungen gehegt und ganz besonders ist hier der französische Zoologe Lamarck zu nennen, dessen 1809 publiziertes Werk „Philosophie zoologique" eine phylogenetische Hypothese enthält, welche weiter unten erwähnt werden soll. Erst mit Darwin aber schlug in der Wissenschaft die Auffassung einer Evolution der lebendigen Natur völlig durch. Darwin verstand nämlich in viel gründlicherer Weise als seine Vorgänger die Tatsachen heranzuziehen, welche für eine Evolution an Stelle besonderer Schöpfungsakte sprechen; dazu kommt aber auch als sehr wesentliches Moment die Vorstellung einer „natürlichen Auswahl", durch deren Wirkung die Anpassung der Spezies an ihre Lebenslage erklärt werden sollte. Diese besonders von Wallace entwickelte Vorstellung hat eine sehr grosse Rolle in der Deszendenzlehre gespielt, wie aus dem folgenden ersichtlich wird.

394. Darwinismus. Darwin hebt hervor, dass alle Organismen von ihren Eltern bezw. Vorfahren Eigenschaften „erben", dass aber die Organismen auch „variiren", d. h. von den Eltern und voneinander abweichen. Bald sind die Abweichungen unwesentlich, bald bedeutender. (Darwin konnte nicht, wie wir es erst in jüngster Zeit tun, scharf zwischen fluktuierenden Variationen und Mutationen unterscheiden. So werden auch noch heutzutage diese beiden grundverschiedenen Dinge von vielen Autoren zu bedenklichster Verwirrung in diesen Fragen zusammengeworfen.) Wenn die Abweichungen erblich sind (was eben für Mutation zutrifft), so ist dadurch der Anstoss zur Ausbildung sehr verschiedener neuer Typen gegeben; denn durch jede neue Abweichung solcher Art wird die ursprüngliche Lebensform im Laufe der Zeiten immer mehr und mehr verändert. Inwieweit sich eine solche erbliche Abweichung überhaupt in der Natur halten kann, hängt davon ab, ob sie für die betreffenden Lebewesen nützlich oder wenigstens nicht schädlich ist; denn im Konkurrenzkampf des Lebens, im „Kampfe ums Dasein" werden die am besten ausgerüsteten siegen, die weniger gut der Lebenslage angepassten aber zugrunde gehen. Die Natur wird also gleichsam eine Auswahl der für das Leben am betreffenden Orte bestausgerüsteten Organismen unternehmen, was mit dem bekannten Ausdruck „natural selection", natürliche Auslese, bezeichnet wurde. Eigenschaften, Abweichungen vom gegebenen Typus, welche im Kampfe ums Dasein vorteilhaft sind, werden also (insofern sie erblich sind, was aber bei weitem nicht immer der Fall ist!) vorzugs-

weise erhalten und werden daher häufiger und häufiger auftreten, in ähnlicher Weise wie Tier- und Pflanzenzüchter durch Auswahl ihrer Bestände diese für ihre Zwecke verbessert haben.

Bei Änderungen der Lebenslage — es sei nun, dass die Nachkommen nach neuen Regionen auswandern oder dass die klimatischen und andere Verhältnisse des Heimatlandes allmählich sich ändern — werden demgemäss anders gestaltete Typen die Oberhand gewinnen, indem die Natur nach anderen Charakteren auswählt als früher. Wenn nach längerer Zeit die Zwischenstufen, welche den stufenweisen Übergang (oder wie viele noch immer — wohl mit Unrecht — annehmen, den ganz „kontinuierlichen" Übergang) zwischen ursprünglicher und abgeleiteter Form markieren, ausgestorben sind, oder gar die Urform auch verschwunden ist, lassen sich so grosse Unterschiede denken zwischen existierenden Typen, welche von derselben Urform herstammen, dass die Verwandtschaft nicht sicher herauszufinden ist.

Diese ganze Auffassung, mit Bezeichnungen wie „Kampf ums Dasein", „natürliche Auslese" u. a., und mit ihrer Anknüpfung an wirkliche und vermeintliche Erfahrungen der Züchter, war wohl geeignet, eine weitere Verbreitung zu finden. Die einfache, fast einleuchtende Weise, in welcher die zweckmässige Organisation der Lebewesen als Resultat einer „natürlichen" Auslese in Verbindung mit der in allen möglichen „zufälligen" Richtungen auftretenden Variationen der Organismen „erklärt" wurde, hatte etwas sehr bestechendes. Und in neuerer Zeit haben dann auch besonders Wallace und Weismann die Lehre von der natürlichen Auslese, Naturzüchtung, stark einseitig als „Darwinismus im engsten Sinne" entwickelt. Diese Forscher, besonders Weismann mit seiner Behauptung von der „Allmacht der Naturzüchtung" gehen dabei viel zu weit.

395. Lamarckismus. Darwin hatte selbst einen offenen Blick für die Bedeutung verschiedener Momente als Faktoren der Evolution und näherte sich in seinen letzten Lebensjahren den Lamarckschen Auffassungen, dass die Lebenslage den Organismen ein Gepräge gibt, ganz abgesehen von der Mitwirkung einer natürlichen Auslese. Die Bedeutung einer solchen direkteren Einwirkung ist in neuerer Zeit besonders von Spencer hervorgehoben worden und besitzt unter den Botanikern viele Anhänger. Während Lamarck für die Tiere — ausser dem Gefühl der Bedürfnisse — besonders den Gebrauch oder Nichtgebrauch der verschiedenen Organe als wesentlichen Faktor bei der verschiedenartigen Entwicklung des betreffenden Organs in Betracht ziehen konnte, wurde für die Pflanze der unmittelbare Einfluss der Lebenslage auf den Körper am stärksten betont. In beiden Fällen behauptet Lamarck, dass die Eigenschaften, welche der Tier- oder Pflanzenkörper während der Ontogenese durch Einfluss der Lebenslage „erwirbt", von den Nachkommen — wenn auch abgeschwächt — geerbt werden. Und wenn diese fortan viele Generationen hindurch in der Lebenslage äusseren Faktoren ausgesetzt sind, welche sich konstant halten oder in bestimmter Richtung allmählich ändern — so wäre anzunehmen, dass das Gepräge, welches diese

Lebenslage den betreffenden Individuen aufdrückt, allmählich derart fixiert werde, dass die Nachkommen schliesslich schon von Geburt an — oder vielmehr schon als Embryonen — dieses Gepräge besitzen. Das aus der Lebenslage resultierende Gepräge, welches zunächst nur dem Körper der Individuen aufgedrückt war, sollte also allmählich „erblich" werden, d. h. in den Fortpflanzungszellen repräsentiert sein. Am weitesten geht wohl Wettstein im Anschluss an die Lamarckschen Ideen. Bei der Betrachtung der Vegetation in den Alpen findet dieser Forscher, dass an gewissen Höhengrenzen eine Reihe von in den Tälern heimischen Spezies allmählich in alpine Formen übergehen. So geht z. B. Anthyllis Vulneraria in A. alpestris, Juniperus communis in die Zwergform J. nana über usw. Wettstein sieht es als absurd an, hier besonders an Mutationen (oder Kreuzungen) und natürliche Auslese als Ursache des Erscheinens der verschiedenen, dem Standorte angepassten Formen, zu denken; als natürlichste Erklärung erscheint ihm die Umprägung der betreffenden Spezies durch direkte Einwirkung der ganzen Lebenslage. Diese Lehre wird in der Jetztzeit lebhaft diskutiert. Häufig wird die Tatsache der individuellen Umprägung mit dem Gedanken einer Rassenumprägung verwechselt. Es fehlt aber gänzlich jeder objektive Nachweis einer solchen Umprägung durch die Lebenslage. Dazu kommt aber die Möglichkeit, dass eine extrem geänderte Lebenslage vielleicht als Auslösungserscheinung Mutationen bedingen könnte. Die ganze Frage ist noch völlig unbeantwortet; die negativen Befunde überwiegen hier in sehr hohem Grade.

396. Mutationstheorien. Diese gehen von Mutationen als Tatsache aus und betrachten die kleinsten systematischen Einheiten (kleine Spezies, eventuell noch engere Gruppen genealogisch zusammengehörender Individuen); denn nur die Änderungen solcher im voraus näher untersuchter, durch mehrere Generationen beobachteter Formen können exakt beobbahtet werden. Die Entstehung der Linnéischen, mehr oder weniger zusammengesetzten, formenreichen Spezies ist eine „geschichtliche" Frage, welche überhaupt nicht exakt beantwortet werden kann. De Vries drückt sich so aus: Die Spezies (d. h. die allerkleinsten systematischen Einheiten) sind nicht allmählich durch kontinuierliche Übergänge mittels Selektion entstanden, sondern durch plötzliche, unvermittelte, grössere oder auch nur kleinere stossweise auftretende Änderungen, Mutationen. Diese können in verschiedenen Richtungen erfolgen, aber neue Typen ungünstiger Art (d. h. welche der gegebenen Lebenslage nicht gut angepasst sind) gehen bald zu Grunde. Natürliche Auslese hat also hiernach die Bedeutung eines vernichtenden Faktors; die Auslese bedingt aber nicht eine gradweise fortschreitende Änderung, wie es besonders Wallace und Weismann wollen. Die fluktuierende Variabilität hat nach den Mutationstheorien keine Bedeutung für die Evolution, und das muss unzweifelhaft als richtig anerkannt werden. Eine durch Mutation entstandene neue Form — mit ihren um den gegebenen Typus fluktuierenden Individuen — wird sich demnach, auch ohne jeden besonderen Vorzug im Kampfe fürs Dasein halten, wenn sie nur hinlänglich kräftig und fruchtbar

ist, und nicht nur ein einziges Mal entsteht, sondern im Laufe einer Zeitperiode öfters auftritt. Kreuzungen verwischen, wie es de Vries nachgewiesen hat, nicht den Typus der neuen Formen. Als Repräsentanten der Mutationstheorien können de Vries, Korschinsky und, unter älteren Forschern, Delboeuf genannt werden. Darwin selbst legte ein gewisses Gewicht auf die von ihm „single variations" genannten stossweise auftretenden Typenänderungen, eben unsere Mutationen; übrigens war, wie schon oben erwähnt, das Verständnis der verschiedenen Variationsformen zu Darwins Zeit viel weniger klar als jetzt. Eben darum konnte die Bedeutung der Fluktuationen für die Evolution so stark überschätzt werden.

397. Zusammenfassender Rückblick auf die Evolutionslehre. Es wird aus dem voranstehenden ersichtlich, dass mehrere, teilweise recht verschiedene Auffassungen in bezug auf die Faktoren, welche Entstehung neuer Formen während der Phylogenese bedingen, vorhanden sind. Einige Forscher (z. B. Nägeli) haben sogar die Notwendigkeit empfunden, einen den Organismen innewohnenden Entwicklungstrieb anzunehmen, welcher die Fortschritte zu vollkommenerer Organisation bedingen könnte. Auch die Anschauung, dass Bastardierung eine wesentliche Ursache neuer Formenbildung sein könne, hat Anhänger (Kerner u. a.), und es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass Bastardierung das Auftreten vieler konstanter Formen bedingt haben kann (vergl. S. 649); eine Hauptursache der Evolution kann jedoch hierin nicht gesucht werden. Bastarde können nur neue Kombinationen bereits existierender Anlagen geben (wobei allerdings nicht früher realisierte Charaktere in die Erscheinung treten können), und wenn auch Kreuzung vielleicht in gewissen Fällen Mutation auslösen könnte (was wohl noch kaum mit Sicherheit erwiesen ist) so bleibt doch die Tatsache bestehen, dass sich im Reiche der geschlechtslosen Pilze sowie auch bei Selbstbestäubern ein ebenso grosser Reichtum an Formen findet wie in Gruppen, innerhalb deren oder zwischen welchen Bastardierung leicht stattfinden kann.

Über fast alle hier interessierenden Fragen besteht noch fortwährend Uneinigkeit, während kaum mehr an der Richtigkeit des allgemeinen Prinzips der Evolution gezweifelt wird: dass die jetzigen Organismen von einfacheren Urformen abstammen. Es wäre unberechtigt, nur eine einzige der im vorhergehenden Paragraphen kurz geschilderten Anschauungen als die einzig richtige hervorzuheben; Darwin selbst gab in seinem Lehrgebäude sehr vielen mitwirkenden Ursachen Raum, von denen er bald die eine, bald die andere stark betonte.

Wie die Forschung allmählich die vielen in der Deszendenzlehre verflochtenen Probleme klären wird und ob nicht ganz neue Evolutionsmomente gefunden werden — das alles gehört der Zukunft an. Als Hauptfaktoren der phylogenetischen Entwicklung müssen wir zur Zeit annehmen: 1. Die stossweise auftretende Änderung der Typen der Organismen, die Mutationen. Diesen anzureihen sind 2. die Bildung neuer Charaktere

bezw. Kombinationen nach Bastardierung. Dazu kommt 3. der von vielen bezweifelte Einfluss der Lebenslage als ein die Organismentypen allmählich umprägender Faktor und 4. die natürliche Auslese, welche existierende Formen ausrotten und dadurch die Unterschiede der Biotypen vergrössern kann, indessen wohl ganz ohne Bedeutung ist als Mittel einer gradweise fortschreitenden Entwicklung neuer Biotypen.

REGISTER.

Abbau als Hauptresultat des Keimungsstoffwechsels 590
— stickstoffreier Körper 295
— stickstoffhaltiger Körper 297
Abbauprozesse 294, 295, 297, 388, 389
Abkühlung ruhender Organe, Wirkung 612
Ablaktieren 478
Ableger 475, 478
Ablösungszone 419
Abortus 535
Abschnürung 470
Absorption der Kohlensäure durch die Spaltöffnungen 308
Abstammungslehre 629, 651.
Abwurf der verdunstenden Oberflächen 369
— von Zweigen 88
Acyklische Blüten 532
Accessorische Knospen 57
Achselknospe 56
Aconitin 148
Adventivembryonen 520
Adventivknospen 58
Adventivwurzeln 21, 22
Aërobionten 290
Aërophile Pflanzen 83
Aërotaxis 49
Agamonöcie 557
Aggregation 121
Ähre 540
Akineten 472
Akklimatation 622
Akrogamie 503
Aktinomorphe Blüten 536
Albumen 564
Aleuron 152
Alkaloide 148
Alkoholbildung bei Sauerstoffmangel 289, 290
Alkohol. Gärung 354
Allelositismus 349
Aluminium 324
Amentum 540
Amide 146
Amitotische Teilung 135
Ammoniak 316
Amöben 2, 5
Amphigastrien 53
Amphikarpie 576
Amygdalin 148
Amylase 296
Amylodextrin 157
Amylum 154
Anabolismus 389
Anaërobionten 290, 388
Anästhetica, Einwirkung auf d. Wachstum 417
—, Einwirkung auf die Ruhezeiten 610, 611
Analogie 116
Anatomie d. Sprossachse 260
— der Wurzel 250
— des Blattes 265
— des Laubblattes 266
Anatrope Samenanlage 496
Andröceum 525
Androdiöcische Pflanzen 557
Andromonöcische Pflanzen 557
Anemophile Blüten 544
Angepasstsein und Anpassung 621, 622
Anisophyllie 52
Anlage neuer Organe 197
— von Blütenknospen 599
Anorganische Nährstoffe 314
Anormaler Wurzelbau 280
Anormales sekundäres Dickenwachstum des Stammes 278
Anpassung d. Pflanzen an den Standort 621
— des Blattes an Trockenheit 91
Anpassungen beim Stoffwechsel 398
Antagonistische Symbiose 350
Anthere 493
Antheridium 481, 488
Anthocyan 148, 208, 370
Antidrome Spirale 33
Antienzyme 387
Antifermente 387
Antikörper 387
Antipoden 502
Antiseptica 627
Äpfelsäure 147
Aphotometrische Laubblätter 52
Aplanogameten 480
Aplanosporen 472
Apposition 6, 407
Apogamie 520, 521
Apokarpie 529
Aporogamie 503
Aposporie 522
Apotrope Samenanlage 530
Äquatorialplatte 132
Arabischer Gummi 169
Arbeitsteilung 9
Archegonium 488, 489
Archespor 473, 495
Arillus 578
Armpalisadenzellen 310
Arrow-root 157
Aschebestandteile 321
Ascogon 487
Ascus 487
Asparagin 146, 297
Assimilation 298
— von freiem Stickstoff 317
Assimilationswurzeln 27
Assimilationszellen 110
Aster (Karyokinese) 133
Ästhesie 428
Atavistische Triebe 597
Atavismus 641
Atemhöhle 213
Atemwurzeln 28, 291
Ätherische Öle 154, 371
Ätherrausch, Wirkung 373, 401, 610, 611, 614

Atmung 282
— ruhender Organe 285
—, Stoffumsatz 292
Atmungsfiguren 440
Atropin 148
Attraktionssphären 125
Auflösung der Zellwand 186
Aufnahme organischer Nahrung 333
Aufspringen d. Knospen 592
Augenfleck 469
Ausdauernde Kräuter 73
Ausfuhr der Assimilate aus d. Blättern 372
Ausläufer 475
—, unterirdische 77
Aussaat 573
Ausscheidung von Kohlensäure 283
Aussenrinde 277
Äussere Arbeitsteilung 14
Austrocknen ruhender Organe, Wirkung 613
Autogamie 551
Autonyktitrope Bewegungen 437
Autophyten 333, 334
Autotropismus 451
Auxanometer 412
Auxiliarfäden 485
Auxosporen 481
Azygosporen 481

Bacillus amylobacter 357
— butyricus 357
Bacterium anthracis 362
Bakterien, denitrifizierende 327
—, eigenbewegliche im Spektrum 306
Bakteriopurpurin 322
Bakterienverbreitung 573
Bakteroiden 319
Balgkapsel 569
Balsam 154
Bandblatt 96
Basidie 139
Bastarde 643
Bastardsameneiweiss 506
Bastfasern 182, 228, 230, 249
Bastring 275
Bastzellen 228
Bastzone 275
Bauchkanalzelle 490
Baumwolle 237
Bedeutung der Hoftüpfel 241
— der Wandverdickung 241
— der Verholzung 241
Beere 567, 571
Befruchtung 140 ff., 500, 503
— bei den Algen 481
— bei den Phanerogamen 491
— bei den Pilzen 485
— bei Gefässkryptogamen 488
— bei Moosen 488
—, Verteilung der Chromosomen 142
Befruchtungsröhre 487
Beiknospen 57
Beleuchtung vergl. Licht
—, Einfluss auf die Intensität der Atmung 287
— und Webersches Gesetz 463
—, Einfluss auf Wachstum 415
Beleuchtungswechsel und Wachstum 415
Bereicherungssprosse 98
Beschädigungen, Einwirkung auf d. Wachstum 417
Bestäubung 544
— durch Tiere 546
— durch Vermittlung des Wassers 551
— durch Vermittlung des Windes 544
Betriebsstoffwechsel 388
Betulin 223
Bewegungen, Abhängigkeit von äusseren Einwirkungen 427
— an festsitzenden Pflanzen 424
— der Chlorophyllkörper 311
—, durch chemische Einwirkungen hervorgerufen 439
—, durch Feuchtigkeitsverhältnisse hervorgerufen 438
—, durch mechanische Einwirkungen verursacht 446
—, durch Schwerkraftsreiz hervorgerufen 441
—, durch Temperaturverhältnisse hervorgerufen 438
—, vom Lichte abhängige 429
Bewegungserscheinungen 421
Biegungsfestigkeit 225, 232
Bienenblüten 549
Bierbrauerei 355
Bildungsgewebe 188, 189
Biogenetisch. Grundgesetz 596
Biotypus 631, 640
Blatt 39, 265
Blattanatomie 265 ff.
Blattdornen 111
Blattfleisch 265
Blattformen 42
Ausser den im Texte aufgeführten sind noch folgende im Gebrauch: linienförmig (prismatisch, linealisch, gleichbreit, z. B. Gräser), nadelförmig (z. B. Nadelhölzer), cylindrisch (z. B. Mesembrianthem.), röhrig, (z. B. Juncus), schwertförmig (z. B. Iris), eirund = eiförmig, länglich - eirund, verkehrt - eirund, rund = kreisrund, rundlich, spatelig, rautenförmig (z. B. Trapa natans), deltaförmig = dreieckig, schildförmig (z. B. Tropaeolum), keilförmig = keilig.
Blattgrund 40
Blattgrün 128
Blattkletterer 107
Blattlose Pflanzen 91, 370
Blattmosaik 53
Blattnerven 41 ff., 237
Blattnervenscheide 268
Blattrosetten 51
Blattscheide 40
Blattspreite 40
Blattspurstränge 261
Blattstellung 30 ff.
—, Beziehung zum Licht 50
— in der Blüte 532
Blattstiel 40, 49
Blätter, Festigung 102
—, Orientierung 446
—, Wachstum 410
Bleichkulturen 417
Bleichsucht 323
Blepharoplast 489
Blutung 375
Blutungsdruck 376
Blüte 524
— (Blühen) 601
Blütenachse 530
Blütenanlage, bestimmende Faktoren 599
Blütenboden 530
Blütenhülle 525
Blütenkopf 541
Blütenscheide 540
Blütenstände 538, 543
Bodenbakterien 317 ff.
Bodenverhältnisse, Einfluss auf das Leben der Pflanze 625
Borke 223
Borsten 210
Bostrix 542
Brennhaare 111, 210
Brettförmige Wurzeln = Brettwurzeln 101, 280
Brutknospen 474 ff.
Buttersäuregärung 357

Cacaobutter 565
Calcium 323
Calciumoxalat 150, 170

Callus 23, 245, 246, 477
Cambiform 255
Cambium 199, 257, 269, 270, 274
—, fasciculäres 257, 270
—, interfasciculäres 270
—, Ruhezeit 606
Cambiumring 201
Capillarzellen 333
Capitulum 540
Caprification 558
Carnivoren 336
Carotin 129
Carpogonium 485
Carpophor 570
Caruncula 578
Caryopse 569
Casparysche Punkte 249, 252
Caulerpa 10
Caulom 117
Cellulose 131, 146, 165
Cellulosegärung 358
Centralcylinder 196, 253, 260
Centrales Leitungsgewebe 264
Centralfunktion 463
Centralkern 502
Centralkörper 125
Centralspalte 214
Centralzelle 489
Centrifugale Verdickung der Zellwand 162
Centripetale Verdickung der Zellwand 162
Centrosomen 125
Chalaza 496
Chalazogamie 503
Chamberlainsche Filter 363
Chemie der Stärkekörner 157
— der Zellwand 165
Chemische Schichtung 166
Chemoaesthesie 428
Chemoaesthetische Bewegungen 439
Chemosynthetische Kohlensäure-Assimilation 299
Chemotaktische Bewegungen 463
Chemotaxis 424, 439
Chemotropismus 425, 441
Chinin 148
Chitin 167
Chlamydosporen 471
Chlor 324
Chloranthie 538
Chloroformrausch, Wirkung 373, 401, 610, 611
Chloroglobin 129
Chlorophyll 128, 302 ff.
—, Zusammensetzung 129
Chlorophyllkörner 128, 310
Chlorophyllkörper 127
—, Bewegungen 311
—, Struktur 128
Chloroplasten 127
Chlorose 323
Cholesterin 153
Chromatinkörnchen 124
Chromatinschnur 132
Chromatophoren 127
Chromogene 149
Chromoplasten 130
Chromosomen 132
—, Verteilung bei der Befruchtung 142
Cicatrix 560
Cilien 469
Cinchonin 148
Cincinnus 542
Citronensäure 147, 151
Cocosnuss, Verbreitung durch Wasser 576
Coleoptile 587
Coleorrhiza 587
Collenchym 227, 230
—, physiologische Rolle 228
Collenchymzellen 227
Compasspflanzen 92
Complicierte Gärungen 358
Conceptaculum 482
Condensation 145, 392
Coniferin 167
Connectiv 527
Consortium 349
Contaktbewegungen 447
Contaktwirkung 386
Cormophyten 17
Correlation 420, 638
Corymbus 540
Crocus, Knolle 80
Cuscuta 345
Cuticula 207
Cuticuläre Transpiration 215
Cutin 168
Cutinisierung 167, 370
Cyanophilie des männlichen Kerns 142
Cyathium 542
Cyklische Blüten 533
Cyma 541
Cymöse Blütenstände 539, 541
— Dolde 542
Cystolithen 170
Cytoplasma 119
—, Bewegungen 121
—, Circulation 122
—, Rotation 122
—, Struktur 120
Cytoplasmaverbindungen 184

Darwinsche Krümmung 449
Darwinismus 651
Daturin 148
Dauergewebe 188
de Vriessche Mutationen 653
Deckblatt 56
Deckelkapsel 569
Deckhaare 210
Deckklappen 548
Dedublierte Staubblätter 527
Dehiszenz 568
Dekussierte Blätter 31
Denitrifikation 327
Dermatogen 194
Deszendenzlehre 651
Desmidiaceen 8
Determinanten Weissmanns 643
Dextrin 146
Diageotrope Bewegungen 443
Diagramm 534
Diastase 296
Diaster 133
Diatomeen 9, 424, 468
—, Verkieselung 169
Dichasium 541
Dichogamie 553
Dickenwachstum 199, 269
— der Wurzel 279
Dicyklische Pflanzen 71
Differenzierung der Gewebe 198
Diffusion 173 ff.
— in der toten Zelle 174
Digestionsdrüsen 212
Digitalin 148
Dikline Blüte 525
Dikotylen 562
Dimorphismus 556
Diöcische Pflanzen 557
Dionaea 337
Diploide Generation 515
Diplostemone Blüten 534
Directe Kernteilung 135
Disaccharide 145
Dispirem 133
Dissimilation 294, 388
Dithecische Anthere 494
Divergenz 31
Dolde 539
Dominierende Eigenschaften 646
Doppelte Befruchtung 505
Dornblätter 110
Dornen 88, 110
Dornwurzel 28
Dorsiventraler Spross 34
Dorsiventrales Laubblatt 266
Dorsiventralität 38
Drehung der Chlorophyllkörper 311
Drehwuchs 277
Drosera 336
Druckfestigkeit 225
Drüsen 203, 205
Drüsenhaare 210, 211
Dunkelstarre 465
Durchgehende Wasserbewegung 378
Durchlasszellen 249, 252
— der Exodermis 333

Durchwachsungen 538, 541

Ebenstrauss 540
Echte Parasiten 342
Ectoparasiten 339
Ectotrophe Mycorrhiza 350
Ei 495
Eigenbewegung 434
Eigenrichtung der Pflanzenorgane 451
Eigenwärme der Pflanze 388
Eikern 495
Einbohren der Früchte in d. Erde 576
Einfache Blätter 44
Eingeschlechtigkeit 557
Einhäusige Pflanzen 557
Einjährige Pflanzen 71
Einrollung d. Sprossspitze 35
Einzellige Pflanzen 7
Eisen 323
Eisenoxyd 144
Eiweiss, gelöst 148
Eiweisskörper 146
Eiweisskristalle 151
Eizelle 141, 481
Elaioplasten 130
Elektricität 397
Elemente, notwendige 144, 316
Embryo 562
— der Phanerogamen 510
—, Ernährung 602
Embryonales Gewebe 190
Embryosack 495
Embryoträger 510
Emergenzen 114
Empfängnisfleck 484
Empfindliche Blätter 449
— Staubgefässe 450
— Staubwege 450
Empfindlichkeit 428, 458
Empfindungsvermögen 458
Endknospe 57
Endodermis 198, 249, 251
—, Funktion 253
Endoparasiten 339
Endosperm 505, 507
Endosporen 470
Endosporium 472
Endotrophe Mycorrhiza 351
Endotropismus 503
Endozoische Verbreitung d. Samen 577
Endständ. Blätter 29
Energieformen, Entwicklung von 395
Energiequellen 388
Energiezufuhr 305, 388, 392
Entomophile Blüten 546
Entwicklung des Blattes 45
Enzyme 146, 293, 297, 354, 369, 385
Epiblast 587
Epidermis 206
—, mehrschichtige 209
Epigäische Kotyledonen 583
Epigynes Perianth 531
Epinastie 39, 426
Epiphyten 95, 331
Epiphytoide Halbschmarotzer 341
Epithelzellen 204
Epithem 219
Epitrope Samenanlage 530
Epizoische Verbreitung der Samen 577 579
Erblichkeit 641
Erdboden, Absorption 325
Erde, Bestandteile 324
Ernährung des Embryos 602
—, Einfluss auf Wachstum 413
Ernährungsspross 47, 298
Ersatzfasern 255, 256
Erwärmen ruhender Organe, Wirkung 613
Erythrophilie der Eizelle 142
Erythrophyll 148
Essigsäurebakterien 357
Essigsäuregährung 357
Etiolement 416, 417
Etiolin 129
Eucyklische Blüten 533
Evolution 650
Excentrischer Bau der Seitenwurzeln 280
Exine 492
Exodermis 250, 253
Exosporium 472
Extraflorale Nektarien 212
Extranuptiale Nektarien 212

Farbe der Blüten, Bedeutung 547
Farbpflanzen 149
Farbstoffe, Beziehungen zum Licht 625
— im Zellsaft 148
— in der Zellwand 170
Fadenranken 106
Fächel 543
Fäulnis 360
Fakultative Anaërobionten 291
— Saprophyten und Parasiten 334, 347
Faltung der Blätter 102
Familie 630
Farbe der Früchte, Bedeutung 577
Farbhölzer 149
Farnembryo 509
Fasciculäres Cambium 257, 270
Faserwurzeln 21
Faserzellen 527
Fehlschlagen 535
Feige, Bestäubung 558
Fermente 146, 385
Festigung des Pflanzenkörpers 100
Festigungsgewebe 101, 198
Fett, Hydrolysierung 297
Fettstoffe 153
Feuchtigkeit, Einfluß auf die Intensität der Atmung 287
Feuchtigkeitsverhältnisse, Einfluß auf die Pflanze 626
Fibrovasalstrang 256
Fiedernerviges Blatt 42
Filtration 363
Flächenstellung der Chlorophyllkörper 311
Flagellum 104
Flaschenkork 222
Flechten 348
Fleischige Wurzeln 280
Fliegenblüten 549
Flüchtige Öle 154, 371
Flügel 574
Flügelfrüchte 574
Florale Nektarien 212
Flughaare 210, 574
Fluktuierende Variabilität 633, 634
Fluor 324
Formaldehyd als Produkt der Kohlensäureassimilation 302
Fortpflanzung 468
Freie Nervenendigung 267
— Zellbildung 139
Fremdbefruchtung 553
Fremdbestäubung 551
Frucht 566
Fruchtblätter 495, 497, 528
Fruchtgehäuse 566
Fruchtknoten 529
Fruchtstand 572
Fruchtwand 566
Fruchtzucker 145
Fructose 145
Früchtchen 529
Früchte, Einbohren in die Erde 576
Frühjahrsholz 274
Frühlingsblüten 375
Fühlborsten 210
Fühltüpfel 447
Füllzellen 224
Fukosan 147
Fungoide Pflanzen 344
Funiculus 495
Funktion des Laubblattes 48
Funktionen der Wurzel 26

Gabelige Verzweigung 65

Gährung 354
Gährungsindustrie 355
Galläpfel 149
Gallertbildung 169
Galmeipflanzen 324
Galvanotaxis 441
Galvanotropismus 441
Gameten 479
Gamophyt 473, 512
Gattung 630
Gefächerte Holzfaser 255
Gefässbündel 237, 248, 255
— bikollaterale 256, 258
— kollaterale 256
— koncentrische 256, 258
— der Sprossachse, Anordnung 260
— -typen 256
— -verzweigung, Bedeutung 264
Gefässe 186, 238
Geflügelte Nüsse 574
— Samen 574
Gefrieren der Pflanzen 623
Gegenläufige Spirale 33
Gegenständige Blätter 31
Geissel (Blatt) 104
Geisseln-(Cilien) 469
Geitonogamie 551
Geleitzellen 243, 245
Gene 642
Generatio aequivoca 7
Generationswechsel 473, 490, 512
Generative Zellen 478
Genus 630
Geoaesthesie 428
Geoaesthetische Bewegungen 441
Geokarpe Früchte 576
Geonastie 426
Geonyktitrope Bewegungen 437
Geophile Pflanzen 83
Geophiler Spross 69
Geotaxis 424, 445
Geotropismus 425, 442
Gerbmittel 149
Gerbstoffe 149
Geruch der Blüten 548
— der Früchte, Bedeutung 577
Geschlechtl. Fortpflanzung 478
Geschlechtszeichen 643
Geschlechtszellen 478
Geschlossene Gefässbündel 270
Geschmack der Früchte, Bedeutung 577
Geschwindigkeit der Reizleitung 461
Gesellige Arten 76
Gestaltsveränderungen der Chlorophyllkörper 311
Geteilte Blätter 44
Gewebe, Differenzierung 198
Gewebearten 182
Gewebespannung 418
Gewebesysteme, anatomisch-physiologische 188
Gewöhnung 466, 628
Gifte 417, 627
Gleichläufige Spirale 33
Gleitendes Wachstum 408
Gliederfrüchte 570
Gliederhülse 571
Gliederschote 571
Gliederung des Blattes 43
Globoide 152
Glukose 145
Glutamin 146, 297
Glutenzellen = Enzymzellen 565
Glykogen 146, 147
Gonidien 348, 472
Gonimoblast 485
Gramineenfrucht 565
Granula 130
Grosse Spezies 631
Grosse Wachstumsperiode 409
Grüne Rinde 276
Grundgewebe 198
Grundparenchym 270
Grundspirale 33
Gummi 168
Gummiarten 146
Gummiharze 154
Guttation 377
Gynäceum 525
Gynodiöcische Pflanzen 557
Gynomonöcische Pflanzen 557

Haare 111, 114, 210, 574
Habitus des Baumes 88
Hadrocentrische Bündel 259
Hadrom 255, 256
Hadromal 167
Haferstärke 157
Hafthaare 210
Haftorgane 210
Haftscheiben 99, 107
Haftwurzeln der Bromeliaceen 332
Hakenkletterer 107
Hakvorrichtungen an Samen 579
Halblianen 103
Halbparasiten 339
Halbsaprophyten 335
Halbunterständiger Fruchtknoten 531
Halophyten 91, 93, 626
Halskanalzellen 489
Handnervige Blätter 42
Haploide Generation 515
Hapteren 99, 210
Haptotropismus 447
Harnstoffgährung 358
Hartbast 182
Hartschalige Samen 591
Harz 154
Hauptwurzel 20
Haustorien 28, 348
Hautgelenk 216
Hautgewebe 198, 206
Hautgewebe, sekundäres 206
Hautschicht 120
Hefe 7, 354
Helotismus 348
Hemicyklische Blüten 533
Hemmungserscheinungen 466
Herkogamie 557
Heterophyllie 104
Heterophyten 333
Heterospore Pflanzen 473
Heterostylie 555
Heterotypische Teilung 515
Heterozygoten 646
Hexosen 145
Hochblätter 55
Hochblätter als Flügel 575
Hoftüpfel 239 ff.
Hohle Stengel 233
Hohlschuppen 548
Holz, charakteristische Zeichnung 277
Holzfasern 229, 230, 249
Holzgewächse 84
Holzparenchym 255
Holzstoff 167
Holzteil 255
Homodrome Spirale 33
Homogamie 554
Homologie 116
Homospore Pflanzen 473
Homozygoten 646
Honig 550
Honigtau 578
Hüllkelch 540
Hülse 569
Hummelblüten 549
Humifikation 326
Humus 326
Humustheorie 300
Hyaloplasma 119
Hybride 643
Hydathoden 43, 218
Hydroaesthesie 428
Hydrolyse 146, 386, 400
Hydrophyten 91, 96
Hydrotaxis 439
Hydrotropismus 439
Hygroskopische Bewegungen 422
Hyphe 181, 182
Hyphengewebe 183
Hypoderm 209
Hypogäische Kotyledonen 583
Hypogyne Blüte 530
Hypokotyl 20
Hypokotyles Glied 20
Hyponastie 39, 426

Idioblasten 184, 203
Illegitime Bestäubung 556

Impressionszeit 461
Indigo 149
Indirekte Kernteilung 131
Individuelle Variabilität 633
Inducierte Bewegungen 427
Induktionszeit 459
Infloreszenz 538
Initialstränge 199
Initialzellen 193
Innenrinde 277
Innenschicht 165.
Innere Arbeitsteilung 10
Innere Drüsen 205
Insektenblüten 546
Insektenfressende Pflanzen 336
Integument 495
Intensität der Kohlensäureassimilation 304
Intensität der Atmung, Einfluss äusserer Bedingungen 285, 286
Intensitätsvariationen 635
Intercalares Wachstum 30, 190
Intercellularräume, luftführende 201 ff. 291
— lysigene 201
— schizogene 201
— zusammenhängendes System 201
Intercellularsubstanz 166
Interfasciculäres Cambium 270
Internodien 29
Intine 492
Intramolekulare Atmung 289, 399
Intussusception 6, 161, 164, 407
Inulin 146, 147
Invertase 296, 355, 360
Involucrum 540
Irritation 404
Isogame Fortpflanzung 479
Isolaterales Laubblatt 268
Isolierte Siebstränge 264
Isospore Pflanzen 473
Isotonische Lösungen 173

Jährliche Blutungsperiode 376
Jahrringbildung, Ursache 274
Jahrringe 273 ff., 277 ff.
Jod 324
Jodprobe 303
Johannistriebe 85, 606
Jugendformen 593 ff.

Kältestarre 455
Kältetod 624
Kali 144
Kalium 323
Kalk 144, 219, 323
Kalk, Einfluss auf Pflanzen 626
Kalkfliehende Pflanzen 626
Kampf ums Dasein 652
Kampylotrope Samenanlage 496
Kapsel 567
Kartoffelknolle 79
Kartoffelstärke 157
Karyokinese 131
Katabolismus 388
Katalyse 386
Kätzchen 540
Kefir 359
Keim 20, 562
Keimachse 20
Keimblatt = Kotyledon 20, 563, 583
Keimblattscheide 587
Keimblattspitze als Saugorgan 584
Keimfähigkeit 592
Keimknospe 20, 584 ff.
Keimpflanzen der Lianen 109
Keimporen 572
Keimung 20, 582 ff.
— Bedingungen 590
— der Gräser 587
— der Knollen und Zwiebeln 592
— der Makrosporen 499, 501
— der Mikrosporen 499, 502
—, Regulierungsvorgänge 590
—, Stoffwechsel 589
Keimung unreifer Samen 607
Keimungsenergie 592
Keimwurzel 20
Kelch 525
Kelchröhre 531
Kern 123
Kerngerüst 124
Kernhöhle 124
Kernholz 278
—, Farbstoffe 170
Kernkörperchen 124
Kernplatte 132
Kernsegmente 132
Kernspindel 132
Kernteilung 131 ff.
Kernwandung 124
Kieselpflanzen 626
Kieselsäure 144, 151, 169, 324
Kirschgummi 168
Kladodien 88, 93
Klandestine Blüten 552
Klasse 630
Klebermehl 152
Klebvorrichtungen an Samen 579
Kleine Spezies 631
Kleistogame Blüten 552
Kletterhaare 210
Kletterhaken 107
Kletterkrallen 108
Kletterpflanzen mit reizempfindlichen Sprossteilen 103, 106
Kletterwurzeln 28, 104
Klinostat 428
Knäuel 543
Knollen 603
Knolle 78, 374
Knollen, Keimung 542
Knollenpflanzen 73
—, Ruheperioden 606
Knorren 277
Knospe 29, 56 ff.
Knospen, Aufspringen 592
Knospendeckung 64
Knospenlage 63
Knospennarbe 62
Knospenschuppen 62
Knospenschutz 60, 371
Knospenvariationen 634
Knospung 469
Knoten 30
—, reizempfindliche 443, 458
Kobaltpapier, Stahlscher Versuch 366
Köpfchen 540
Koffeïn 148
Kohlehydrate 145
Kohlensäure, Einfluß auf die Intensität der Atmung 288
Kohlensäureassimilation 298 ff.
—, Einfluß äußerer Bedingung. 305 ff.
—, Intensität 304
— Organe 310
— und Atmung 308
Kohlensäureausscheidung bei Sauerstoffmangel 290
Kohlensaurer Kalk 170
Kokken 472
Kolben 540
Kollenchym 227, 230
Kolonie 11
Komplizierte Gährungen 358
Kondensation 145, 392
Konidien 470
Konnektiv 527
Kontaktbewegungen 447
Kontaktwirkung 386
Kontraktile Wurzeln 27
Kopulation 140, 479
Kork 206, 219 ff., 371
—, Ausbildung 222
—, Entstehungsort 222
— physikalische Eigenschaften 221
Korkcambium 220
Korkgewebe, Verbreitung 221
Korrelation 405, 420
Korrelative Variabilität 638
Kotyledonen 20, 563
—, epigäische 583
—, hypogäische 583
Kreuzung, 643 ff.
Kristalle 150
Kristalldrüsen 151

Kristallkammern 170
Kristalloide 151
Kristallsand 150
Kristallzellen 151
Kronblätter 525
Krümmungsbewegungen 426
Kugelhefe 355
Kurzgriffelige Blüten 556
Kurztriebe 54, 85

Lackierte Blätter 208
Längenwachstum 190 ff.
— der Sprossachse 28, 410
— der Wurzel 24, 410
Lager 17
Lagern des Getreides 417
Lagerpflanzen 17
Lamarckismus 652
Langgriffelige Blüten 556
Langtriebe 85
Latente Eigenschaften 641, 649
Lathraea 342
Laubabwurf 91, 222, 369, 419, 618
Laubblatt 40, 47, 266
Laubfall 91, 222, 369, 419, 618
Leben 6
Leben ohne freien Sauerstoff 289
Lebensbedürfnisse der Pflanze 620
Lebenslage der Pflanze 620
Lebenslauf der Pflanze 580
Lecithin 146, 323
Legitime Bestäubung 556
Leguminosen, Stickstoffassimilation 318
—, Wurzelknöllchen 318
Leguminosenstärke 157
Leitbündel 248
Leitergefässe 239
Leitparenchym 248
Leitungsgewebe 198, 237
Lenticellen 224
Leptocentrische Bündel 259
Leptom 242, 255, 256
Leuchtbakterien 397
Leuchtmoos 397
Leuchtgas als Gift 627
Leucin 146
Leucoplasten 129, 158
Leuciten 127
Lianen 103
Libriformfasern 229, 256
Licht als Bewegungsreiz 429, 434
—, Einfluss auf die Atmung 287
—, Einfluss auf den Bau der Laubblätter 313
—, Einfluss auf Wachstum 412, 415
—, Orientierung der Laubblätter 49 ff., 92, 312, 430, 446
—, Rolle bei der Keimung 592
— und Assimilationsresultat 392
— und die Bewegungen der Chlorophyllkörper 311
— und Kohlensäureassimilation 300 ff.
— und Variationsbewegungen 455
—, Wirkung auf die Pflanze 625
Lichtempfindlichkeit 428
Lichtentwickelung 397
Lichtmangel 415
Lichtpflanzen 417, 434
Lignin 167
Linin 132
Linnésche Species 631
Lipase 297
Lipochrome 153
Loculicide Dehiscenz 569
Lokalisation der Perception 455
Lokomotorische Bewegungen 423
Loranthaceen 341
Lufträume 201 ff.
— in Samen und Früchten 575, 576
Luftsack an Samen 573
Luftvakuolen der Phycochromaceen 121
Luftwurzeln 28, 332
Lumen der Zelle 162
Lysigene Intercellularräume 201
Lysigene Sekretbehälter 204

Magnesium 144, 323
Maisstärke 157
Makrosporen 474
Maltase 386
Maltose 145, 296
Mangan 324
Mannit 146
Mark 262, 270
Markflecken 273
Markkrone 271
Markständige Bündel 263
Markstrahlen 262, 271
Mastjahr der Buchen 599
Mechanik d. vitalen Bewegungen 451
Mechanische Bauprincipien 230
— Zellen 226
Mechanisches Gewebe 101
— System 225
Mehl 158
Mehrschichtige Epidermis 209, 370
Membranlose Organismen 1
Mendels Studien über Erblichkeit 645 ff.
Mericarpien 570
Meristische Variationen 635
Mesophyll 265
Mesophyten 91
Mestom 256
Metamorphose 115
— der Blüte 537
Micellarstruktur 172
Mikroben 361
Mikroorganismen 361
Mikropyle 495
Mikrosomen 119, 123
Mikrosporen 474
Milchgefässe 186, 188
Milchröhren 246
Milchsäurebakterien 356
Milchsaftbehälter 246
Milchzellen 247
Milchzucker 145
Milzbrandbakterien 362
Mimosa 449
Minusvarianten 635
Mischgährungen 358
Mistel 341
Mitose 131
Mittellamelle 166
Mittelrinde 277
Mittelruhe 609, 617
Monangischer Sorus 496
Monochasium 542
Monocyklische Pflanzen 71
Monöcische Pflanzen 557
Monohybride Bastarde 649
Monokline Blüte 525
Monokotylen 562
Monopodiale Verzweigung 65
Monosaccharide 145, 388
Monosteler Bau 265
Monosymmetrische Blüten 536
Monothecische Anthere 494
Moosembryo 508
Mooskapsel 508
Morphium 148
Morphologie 17, 112
Mosaikbastarde 646
Muskatblüte 578
Mutationen 633, 653
Mutualistische Symbiose 350
Mycelium 328
Mycorrhiza 350
Myrmekochoren 578

Nabel 496, 560
Nabelstrang 495
Nachruhe 609, 617
Nachtstellung der Blätter 435
Nachwirkungen 415, 461, 619
Nackte Knospen 61
Nährlösungen 314
Naht 561
Narbe 528, 560
Nastie 426

Natrium 324
Natürliche Auslese 651
Nebenblätter 40
Nebenzeilen 33
Nebenzellen 213
— der Siebröhren 244
— der Spaltöffnungen, Turgorschwankungen 216
Negativer Druck in den Gefässen 241
Nektarien 212, 336, 378, 550
Nepenthes 337
Nervatur 42
Nerven 42, 265
Netzförmige Verdickung 163
Netzgefässe 239
Neutrale Achse des Körpers 102
— Schicht 230
Nicotin 148
Niederblätter 55
Nitragin 320
Nitratbakterien 299
Nitrifikation 299
Nitritbakterien 299
Normaler Beleuchtungswechsel, Einfluss auf Wachstum 415
Notwendige Elemente 316
Nucellus 495
Nuclein 124, 146
Nucleolus 124
Nuptiale Nektarien 212
Nuss 567, 569
Nutation 425
Nyktitrope Bewegungen 435
— Variationsbewegungen 435
— Wachstumsbewegungen 437

Obdiplostemone Blüten 534
Oberhaut 206
Oberschlächtige Deckung 64
Oberständig. Fruchtknoten 531
Obligate Anaërobionten 291
— Parasiten 334, 347
Oekologie 621
Oelkörper 130
Oelpflanzen 153
Offenes Gefässbündel 257
Oïdien 471
Okulieren 478
Ooblastemfäden 485
Oogame Fortpflanzung 481
Oogonium 481
Oospore 482
Ontogenese 118, 580
Ordnung 630
Organisation 6
Organische Nahrung 333, 390
Organographie 17
Orientierung der Blätter 446
Orientierungsbewegungen, phototropische 429, 430
Orobanche 343
Orthostichen 31
Orthotrope Samenanlage 496
Orthotroper Spross 34
Ortsteinbildung 327
Osmotische Leistungsfähigkeit der Zelle 179
Osmose 173 ff.
Osmotischer Druck 173
Oxalsäure 147
Oxalsaurer Kalk 150, 170
Oxydasen 293, 396

Palisadenparenchym 266, 313, 371
Palisadenzellen 310
Palmentypus 84
Panaschierte Blätter 310
Pangenesis 642
Papaverin 148
Pappus 574
Parasiten 334, 339
Parasymbiose 349
Parenchym 183
Parenchymzelle 181
Parthenogenese 520
Partiärpressung des Sauerstoffs, Einfluß auf die Intensität der Atmung 288
Pasteurisierung 363, 624
Pathogene Mikroorganismen 361
Pektinstoffe 166
Pelorien 537
Pentosen 145
Peptonisierende Enzyme 297
Perzeption d. Reizes 455, 458
Perennierende Kräuter 73
Perianth 525
Periblem 195
Pericambium 198
Pericarp 566
Pericykel 199, 253, 260
Periderm 219
Peridineen 8
Perigyne Blüte 531
Periodicität des Blutens 376
— im Leben der Pflanze 580, 619
Periodische Änderungen der äusseren Faktoren 581
Periodisches Welken, Absterben u. Abwerfen von Organen 618
Periplasma 487
Perisperm 506
Pfahlwurzel 20
Pflanzenasche 144
Pflanzensäuren 147
—, Oxydation 297
Pflanzenschleim 147
Pflanzenstoffe, stickstoffreie 145
— stickstoffhaltige 145
Pfropfhybride 649
Phasen des Lebenslaufs 580
Phelloderm 220, 276
Phellogen 220
Phelloid 224
Phloëm 242, 255, 256
Phosphor 322
Phosphoreszenz 397
Phosphorsäure 144
Photoästhesie 428
Photoästhetische Bewegungen 429
Photobakterien 397
Photometrische Bewegungen 429, 430
— Laubblätter 52
Photonastie 426
Photophile Pflanzen 83
Photophiler Spross 70
Photosynthetische Kohlensäureassimilation 299, 300
Phototaxis 424, 434
Phototonus 465
Phototropische Bewegungen 463]
— Orientierungsbewegungen 429 ff.
Phototropismus 425
— der Keimblattscheide 457
Phycoerythrin 306
Phyllocladien 94
Phyllodium 92, 370
Phyllom 117
Phyllotaxis 30
Phylogenese 117, 596, 650
Physikalische Bewegungen 421
Physoden 121
Phytonlehre 30
Pistill 528
Plagiotrope Organe 35
Planogameten 479
Plasmaströmung, physiologische Bedeutung 123
Plasmaströmungen 122
Plasmatische Reizleitung 186
Plasmodesmen 184
Plasmodium 1
Plasmolyse 177, 403
Plasmolytische Fällungen 179
Plastiden 127
Plattenkulturen 364
Pleiochasium 542
Pleiocyklische Pflanzen 72
Pleomorphie 515
Plerom 195
Pleurotrope Samenanlage 530
Plumula = Keimknospe 20, 584
Plusvarianten 635
Pneumathoden 292
Pneumatophoren 292
Podostemaceen, Festheftung 100
Polarität 382
Polkappen 132
Polkerne 502
Polkörper 125
Pollen 492
Pollenblüten 550

Pollenkammer 500
Pollenmutterzellen 495
Pollensack 493
Pollenschlauch 492, 503
Pollenschlauchkern 499
Pollenschlauchzellen 499
Pollenschutz 578
Pollinarien 546, 557
Pollination 544
Pollinien 546, 557
PolykarpeKräuter73
Polyembryonie 522
Polygamie 557
Polyhybride 649
Polymorphie 515, 632
Polysaccharide 145, 146
Polysteler Bau 265
Polysymmetrische Blüten 536
Population 632
Porogamie 503
Postfloration 507
Präsentationszeit 459
Primäre Rinde 276
Primärer Embryosackkern 502
Primäres Dickenwachstum 199, 269
— Hautgewebe 206
Primordialblätter 593
Produkte der Kohlensäureassimilation 302
Profilstellung der Blätter 92
— der Chlorophyllkörper 311
Pronucleus 137
Prophase 137
Prosenchym 183
Prosenchymzelle 181, 182
Protandrie 553
Proteïnkörner 152
Proteolytische Enzyme 297
Protisten 1
Protoderm 194
Protogynie 553
Protohadrom 256
Protoleptom 256
Protomonas 2
Protomyxa 1
Protoplasma 5, 119
Pseudoparenchym 184
Pseudopodien 1
Ptomaine 361
Pumpwirkung durch die Blätter 380
Purpurschwefelbakterien 322
Pyrenoide 128
Pyxidium 569

Quellung 171
Quellungsdruck 171
Quincunciale Deckung 64
Quirlständige Blätter 31

Racemöse botrytische Blütenstände 539
Racemus 540
Radiäre Blüten 536
Raffinose 146
Ranken 106, 447
Raphe 561
Raphiden 150
Raumparasitismus 352
Reaktion auf Reize 454
Reaktionszeit 460
Recessive Eigenschaften 646
Reduktionserscheinungen 345
Reduktionsteilung 136, 515
Reduzierte Bündel 264
— Sprosse der Saprophyten und Parasiten 597
Reflexbewegungen 463
Regelmässige Blüten 536
Regeneration 476
RegenerierendeAssimilationsgewebe 311
Regenwürmer, Tätigkeit im Erdboden 326
Regulierung beim Stoffwechsel 398
— der Atmung 399
— der Enzymbildung 402
— der osmotischen Leistungsfähigkeit der Zelle 179, 402
— der Tiefenlage 83
Regulierung der Wasserbewegung 382
Regulierungen in der chemischen Zusammensetzung der Zelle 400
Regulierungsvorgänge bei der Keimung 590
ReifendesHolzes604
Reifeperioden 602
Reifung der Samen 602
— der vegetativen Vorratsorgane 603
Reifungsvorgänge 391, 392, 396
Reihe 630
Reine Linien 631
Reinkultur von Mikroorganismen364
Reisstärke 157
Reiz 404, 419, 454 ff.
Reizerscheinungen beim Stoffwechsel 404
Reizleitung 186, 417, 456, 461
Reizschwelle 460
Reizwirkung 404
Reizwirkung bei Bewegungen 455
Relative Keimungsgeschwindigkeit 592
Reservecellulose 167
Reserven der Bäume und Sträucher 604
Reservenährstoffe bei der Keimung 589
Reservenahrung 390
Respiratorischer Quotient 284
Rettig 79
Rheotropismus 449
Rhinantheen 342
Rhizoiden 98, 328
Rhizom 73
Richtungsbewegungen 426
Rinde 260, 275
RindenständigeBündel 263
Ringelborke 223
Ringelung 374
Ringförmige Verdickung 163
Ringgefässe 238
Rinnenform der Blätter 102
Rippen 101, 102
Rispe 543
Rissige Borke 223
Rohhumus 327
Rohrzucker 145, 146
Rotierende Nutation 444
RudimentäreBündel 264
Rückenblätter 18
Rückschläge 597
Rückschlag der Fluktuationen 639
Ruheperioden 604 ff.
Ruhephasen 608
Ruheschwingung d. Winterknospen der Bäume 609
Ruhezeit reifer Samen 607
Ruminates Sameneiweiss 564, 587

Säulenfestigkeit 225
Saftbläschen 121
Saftmal 550
Safträume 1, 120
Saftspannung 176, 403
Saftsteigen 375 ff.
Sago 157
Salpeterbakterien 299
Salpetersäure 175, 299, 316 ff.
Salzpflanzen 626
Same 560
Samenanlage 495
Samenbildung 506
Sameneiweiss 499, 502 ff., 564
Sameneiweisskern 502
Samenfaden 481
Samenlose Früchte 560
Samenmantel 578
Samenschale 560
Samentypen 564 ff.
Samenwolle561, 569, 574
Samenzelle 141
Sammelfrucht 529, 572
Sammelzellen 267
Sandkulturen 316
Saponin 148
Saprophyten334, 335
Sauerstoff, Einfluss auf die Intensität der Atmung 288

Sauerstoff, Einfluss auf Wachstum 413
— Rolle bei der Keimung 591
Sauerstoffmangel 289
Sauerstoffverbrauch der Pflanze 282
Sauerstoffvorrat der Bakterien 288
Saughaare 210, 331
Saugwirkung der Transpiration 368
Saugwurzeln 26, 329
Saure Erde 325
Saure Humifikation 327
Schalfrucht 569
Schattenblätter 313
Schattenpflanzen 434
Scheide 40
Scheiden der Blattnerven 268
Scheinfrucht 572
Scheitelzelle 191
Schichtung 164
Schildförmiges Blatt 42, 46
Schildhaare 210
Schirmtraube 540
Schizocarpien 570
Schizogene Intercellularräume 201
Schizogene Sekretbehälter 204
Schizostega osmundacea 397
Schizosteler Bau 265
Schlafbewegungen 435
Schlafende Augen 59, 65
Schleimpilze 3
Schleuderfrucht 569, 575
Schliesshaut 162
Schliesszellen 213
Schlingpflanzen 103, 105
Schlingranken 106
Schmarotzer 334, 339
Schmetterlingsblüten 549
Schote 569
Schrägzeilen 34
Schraubel 542
Schraubenförmige Verdickung 163
Schraubengefässe 238
Schubfestigkeit 226
Schuppenborke 223
Schuppige Zwiebeln 81
Schwärmsporen 2, 469
Schwammparenchym 266
Schwankungen im Stärkegehalt des Blattes 303
Schwefel 321
Schwefelbakterien 322
Schwefelregen 544
Schwefelsäure 144
Schweflige Säure als Gift 627
Schwerkraft 412, 425, 428, 441 ff., 455 ff.
Schwimmblätter 48, 96
Schwimmgewebe 576
Scutellum 587
Segmentzelle 191
Seitenknospe 57
Sekretbehälter, lysigene 204
—, intercellulare 203
—, schizogene 204
Sekrete 206
—, Nutzen für die Pflanze 212
Sekundäres Dickenwachstum 269
— Hautgewebe 206
— Wachstum 419
Selbstbefruchtung 552
Selbstbestäubung 551
Selbstgärung 289
Sensibilität 428
Sensible Perioden 641
— Strukturen 459
Septicide Dehiscenz 568
Septifrage Dehiscenz 569
Sexualzellen 478
Sichel 543
Siebfelder 244
Siebgewebe 242
—, Funktion 246, 372
Siebgewebszone 275
Siebhyphen 246
Siebparenchym 255
Siebplatte 243
Siebröhren 186, 242 ff.
Siebröhren, Inhalt 245
—, Obliteration 246
—, Vorkommen 246, 248
Siebteil 242, 255
Silicium 324
Sinnpflanzen 449
Sklerenchym 226
Sklerenchymzellen 226
Solanin 148
Sommerholz 274
Sommertriebe 85, 606
Sonnenblätter 313
Soredien 472
Sorus 472
Spadix 540
Spaltfrüchte 570
Spaltöffnungen 213 ff 370
—, Bewegung 215
—, Funktion 214
—, Orientierung in der Epidermis 217
—, Schutz gegen Verstopfung 218
—, Verteilung 217, 370
—, Vorkommen 217
Spatha 540
Species 629 ff.
Speichernahrung 390
Speicherwurzeln 28, 603
Spelzen 565
Spermatien 484
Spermatozoïd 481
Spermogonium 481
Sphärite 147
Sphärokristalle 147
Sphagnum 186, 333
Spica 540
Spindelfasern 132
Spiralige Blüten 532
Spiralständige Blätter 32
Spirem 132
Spitzenwachstum 190 ff.
Splint 278
Sporangiosporen 470
Sporangium 472
Sporen 469
Sporenmutterzellen 473
Sporogene Fäden 485
Sporophyll 472
Sporophyt 473, 513
Sprengel, Beobachtungen über Blütenbestäubung 559
Sprossachse, Anatomie 260
—, Längenwachstum 410
— 28, 260 ff., 410
Sprossdornen 110
Sprossfolge 97
Sprossspitze, Schutz 83
Sprossung 7, 137, 469
Stacheln 111, 210
Stärke 146, 154 ff., 302
— in Chlorophyllkörnern 128, 302
—, transitorische 248
Stärkebildner 158
Stärkediastase 296
Stärkegehalt des Blattes 303
Stärkekörner, Chemie 157
—, einfache 156, 157
—, Entwicklung 158
—, Jodreaktion 157
—, Struktur 154
—, Verbreitung 156
—, zusammengesetzte 156, 157
Stärkescheide 248, 384
Stammanatomie 260
Stammkletterer 107
Stahlscher Versuch 366
Stammeigene Bündel 263
Starre 605
Statholitentheorie 459
Statischer Reiz 465
Staubblätter 493, 526
Staubfaden 493
Staubgefässe 493, 526
Staubweg 498
Stauden 73
Steinfrucht 576, 571
Steinzellen 224, 226
Stempel 528
Stengelglieder 29
Sterigma 471
Sterilisation 363, 624
Sternadrige Nervatur 42
Sternform (Karyokinese) 133
Sternhaare 210

Stickstoff 287, 317
—, Einfluss auf die Intensität der Atmung 287
Stigma 528
Stimmung 427, 433, 445, 462
Stoffabbau 294
Stoffumsatz durch Atmung 292
Stoffverlust bei der Atmung 284
Stoffwanderung 237, 371
Stoffwechsel, allgemeine Übersicht 385 ff.
— bei der Keimung 589
—, chemische Resultate 393
Stoffwechselregulierung, Störung durch Anästhetica 401
Stomata 213
Stomatäre Transpiration 215
Stranggewebe 198
Strebefestigkeit 225
StreifigeNervatur 42
Streifung 164
Strophiolae 578
Strophismus426, 427
Strychnin 148
Stützblatt 56
Stützfasern 133
Stützwurzeln 28, 101
Suberin 167
Submerse Blätter 48
— Pflanzen, reducierte Bündel 264
Subspecies 631
Sukkulenten 93, 370
Summation d. Reize 450, 460
Sumpfgasgärung 358
Sumpfpflanzen 96
Suspensor 486, 510
Symbiose 350
Symmetrieverhältnisse der Blüte 536
Symmetrische Fluktuationen 635
Sympodiale Verzweigung 66
Synapsis 515
Synergiden 501
Synkarpie 529
Synzoïsche Verbreitung der Samen 577

Tagstellung der Blätter 435
Taktische Bewegungen 424
Tapetenschicht 473, 495
Taxis 424
Teilfrüchtchen 570
Teilung 468
Temperatur,Einfluss auf die Intensität der Atmung 286
—, Einfluss auf die Kohlensäureassimilation 307
—, Einfluss auf Wachstum 413
—, Gesamtwirkung 622
—, Rolle bei der Keimung 591
Temperaturgrenzen 307, 622 ff.
Tetradenteilung 136, 472
Thallophyten 17
Thallus 17
Theïn 148
Theobromin 148
Thermoästhesie 428
Thermoästhetische Bewegungen 438
Thermonastie 426
Thigmotropismus 447
Thiobakterien 322
Thyllen 242
Tiefenlage 83
Tiere als Vermittler der Bestäubung 546
Tonoplasten 121
Tonotaxis 440
Torfbildung 327
Torsion 426
Torus 240
Toxine 362
Tracheale Elemente 186, 238, 248
Tracheen 186, 238
Tracheïden 238, 248
Träufelspitze 48
Tragantgummi 168
Tragblatt 56
Transfusionsgewebe 268
Transitorische Stärke 248, 384, 589
Transpiration, Bedeutung 369
—, cuticuläre 215, 366
—, durchschnittliche Grösse 367
—, Einfluss der Beleuchtung 367
—, Einfluss der Temperatur 366
—, Einfluss der Wasserversorgung 367
—, Einfluss des Feuchtigkeitsgrades der Luft 366
—, Einfluss von Luftströmungen 367
—, Regulierung 369
—, Saugwirkung 368, 380
—, stomatäre 215, 366
Transpirationsstrom 378
Transversaler Tropismus 426
Traube 540
Traubenzucker 145
Treiben ruhender Organe nach Abkühlung 612
— ruhender Organe nach Erwärmung 613
— ruhender Organe nach Vorbehandlung mit Äther oder Chloroform 610, 611
TreppenförmigeVerdickung 163, 239
Trichogyne 485
Trichome 114, 117
Trimorphismus 556
Triöcische Pflanzen 557
Trisaccharide 146
Trockensubstanz der Pflanze 144
Trophoplasten 127
Tropismen 425, 427
Trugdolde 540
Tryptische Enzyme 297
Tüpfel 162
Tunicate Zwiebeln 81
Turgor 101, 176, 215, 403, 407, 413
—, Beziehung zum Wachstum 407, 413
Typus der Nadel- u. Laubbäume 84
Tyrosin 297

Uebergang von der Wurzel zu Spross 265
— von vegetativen Perioden zurBlüte 599
Übergangszellen 268
Uhrfederranke 106
Umbella 540
Ungeschlechtliche Fortpflanzung 468
Unsymmetrische Blüten 536
Unterblätter 18
Unterklasse 630
Unterschlächtige Deckung 64
Unterständige Blüte 530
Unterweibige Blüte 530
Urase 358
Urblatt 117
Urmeristem 190
Urparenchym 198
Urzeugung 7
Utricularia 337

Vakuolen 1, 120
Vallisneria, Bestäubung 551
Vanillin 167
Variabilität 632
Variationsbewegungen 426
Variationskurven 636
Varietät 631
Vegetationspunkt 190
—, Schutz 197
—, Zonen 197
Vegetative Fortpflanzung 468
— Periode 597
— Zelle 499
Velamen 332
Veratrin 148
Verbreitung von Samen und Pflanzen durch Menschen und Tiere 577, 579
— durchWasser 576
— von Mikroorganismen durch Wind 573

Verdauung 387
Verdauungsdrüsen 212
Verdickung der Zellwand, physiologische Bedeutung 163
— der Zellwände infolge von Zug 420
Verdickungsring 201
Vergrünung 538
Verholzung 167, 226
Verkalkung 170, 226
Verkieselung 169, 209, 226
Verkorkung 167
Verlauf der Kohlensäureassimilation 302
Vermehrung 478
Vermehrungszwiebeln 82
Verschiebung 67
Verschleimung 168, 209, 370
Versteifung des Pflanzenkörpers 100 ff.
Verwachsenes Perianth 526
Verwandtschaft, natürliche 629
Verzweigung 65
Vibrioïden 130
Vielzellbildung 139
Viscum 341
Vitale Bewegungen 423
Viviparie 616
Volvox 12
Vorblätter 535
Vorkern 137
Vorläuferspitze 47, 109
Vorratsstoffe 390
Vorruhe 608, 616

Wachs 207, 370
Wachstum 406 ff.
Wachstum des Blattes 45 ff., 410
—, Einfluss äusserer Faktoren 412 ff.
— und Turgor 407, 413
Wachstumsbewegungen 424, 554
— in der Blüte, Bedeutung für die Bestäubung 554
Wachstumscorrelationen 420
Wachstumsgeschwindigkeit 411, 414
Wachstumsphasen der Zelle 408
Wachstumsrichtung 413
Wärmeentwicklung 395
Wärmestarre 455
Wagrechte Rhizome 75
Wandersprosse 77
Wanderungen der Chlorophyllkörper 311
Wasser als Mittel zur Verbreitung der Samen 576
— als Vermittler der Bestäubung 551
—, Rolle bei der Keimung 591
Wasseraufnahme aus d. Atmosphäre 331
Wasserblätter 96
Wassergehalt der Pflanze 144
Wassergewebe 209
Wasserkulturen 314
Wasserpflanzen 96
Wasserreiser 59
Wasserspalten 219
Wasserzellen 209
— bei Sphagnum 333
Webersches Gesetz 462
Wechselbestäubung 552
Weinsäure 147, 297
Weisse Farbe 149
Wendepunkte der Rankenspirale 106
Wickel 542
Wind als Mittel zur Verbreitung der Samen 573
Windbestäubung 544
Winterknospen der Bäume 605
Winterruhe 582
Wüstenpflanzen 331
Wundfieber 289
Wundkork 221
Wundshock 459
Wurzel 20 ff., 250
— als Aufnahmeorgan 328
—, Dickenwachstum 279
—, Epidermis 250
—, Exodermis 250
—, Längenwachstum 410
—, lösende Eigenschaften 327
—, Wachstum 195
Wurzelanatomie 250
Wurzeldruck 375
Wurzelhaare 98, 210, 213, 329
Wurzelholz 280
Wurzelhülle 332
Wurzelkletterer 103, 104
Wurzelknöllchen 318
Wurzelknollen der Orchideen 74
Wurzelranken 105
Wurzelrinde 251
Wurzelscheide 587
Wurzelschmarotzer 340, 342
Wurzelsprosse 59
Wurzelstock 73 ff.
Wurzelverkürzung 27
Wurzelverzweigung 21, 253, 330

Xenienbildung 650
Xenogamie 551
Xerophyten 91, 309
Xylem 256
Xylose 145

Zellabschnürung 137
Zellbildung 131
Zelle 13, 119 ff.
— als osmotischer Apparat 173
—, Gestalt 161
—, Grösse 161
Zellengewebe 182
Zellformen 181
Zellfusionen 186
Zellhaut 160
Zellkern 3, 123 ff.
—, Funktion 126
—, Struktur 124
Zellmembran 160
Zellplatte 135
Zellsaft 120
Zellstaat 11
Zellteilung 10, 135
Zellwand 160 ff.
—, Beziehung zum Zellkern 126, 160
—, Chemie 165
—, Dicke 161
—, Farbstoffe 170
—, Flächenwachstum 161
—, Schichtung 164
—, Streifung 164
—; Struktur 164
—, Verdickung 162
Zellwandbildung, simultan 135
—, succedan 136
Zentralkern 502
Zentralkörper 125
Zentralzelle 489
Zerstreute Blätter 32
Zink 324
Zitronensäure 147
Zitronensaurer Kalk 151
Zoogloeabildung 169
Zoosporen 469
Zugfestigkeit 225, 235
Zugwurzeln 83
Zusammengesetzte Blätter 44
— Blütenstände 543
— Gährungen 358
Zuwachsbewegungen 425
Zweifelhafte Species 631
Zweigdornen 88, 110
Zweihäusige Pflanzen 557
Zweijährige Pflanzen 71
Zwergmännchen 484
Zwergzellen 207
Zwiebeln 80, 374, 603
—, Keimung 592
Zwiebelkuchen 80
Zwiebelpflanzen 73, 606, 614
Zwiebelschalen 80
Zygomorphe Blüten 536
Zygospore 479
Zygote 479
Zymase 293, 296, 354, 360

Korrekturen.

Seite	78	Text zu Fig. 121	Zeile	1	von	oben setze gongylodes statt gongyloides.
„	515	Zeile	10	von	unten	setze in den Grundzügen statt in Grundzügen.
„	517	„	16	„	oben	„ aufsuchen statt aufzusuchen.
„	525	„	2	„	unten	„ heisst es jedoch statt ist es doch.
„	529	„	7	„	oben	„ im übrigen polysymmetrischen Blüte schief ist statt im übrigen radiären Blüte schief unsymmetrisch ist.
„	530	„	1	„	unten	„ nur auf statt nur oben auf.
„	543	„	21	„	unten	„ Rispe statt Ripse.
„	546	„	1	„	oben	„ bei vielen statt bei den vielen.
„	557	„	26	„	oben	„ gynomonöcische statt gynomonösche.
„	559	„	4 u. 3	„	unten	„ Sambucus Ebulus statt Sambucus, Ebulus.
„	618	„	10	„	oben	„ das Cambium und andere entwicklungsfähige Bildungen statt dem Cambium und anderen entwicklungsfähigen Bildungen.
„	619	„	21	„	oben	„ dass diese, auch wenn statt dass dies auch, wenn.

Botany
120627.
Author Warming, Eugene und Johannsen
Title Lehrbuch der allgemeinen Botanik.

UNIVERSITY OF TORONTO
LIBRARY

Do not
remove
the card
from this
Pocket.

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File."
Made by LIBRARY BUREAU